(Aus der Ornithologischen Abteilung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig und dem Zoologischen Institut der Universität Bonn)

Vergleichende Untersuchungen zur Nahrungs- und Nistökologie der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo* L.) und der Küstenseeschwalbe (*Sterna paradisaea* Pont.)[1])

Von MAXIMILIAN BOECKER

Inhalt

Seite

Einleitung 17

Untersuchungsgebiet, Material und Methode 17

Nahrungsökologie

A. Der Nahrungsverbrauch

I. Gesamtverbrauch

1. Auswertung von Beobachtungen
   a) Fütterungen bestimmter Jungvögel 19
   b) Verschiedene andere Beobachtungen 21
2. Untersuchungen von Mageninhalten und ausgewürgten Beutetierresten 22
3. Genauere Bestimmung der festgestellten Beutetiere mit einer Übersicht über die nachgewiesenen Arten 23
4. Diskussion der Ergebnisse 26

II. Schwankungen im Nahrungsverbrauch

1. Die beobachteten Verschiebungen 31
2. Vergleich mit den Ergebnissen der Beifanguntersuchungen von Neuharlingersiel 35

B. Der Nahrungserwerb

I. Lage der Fangplätze und Aktionsradius

1. Die Lage der Fangplätze 38
2. Der Aktionsradius 41

II. Die hydrographischen und biologischen Voraussetzungen für den Nahrungserwerb

1. Die hydrographischen Voraussetzungen 42
2. Die biologischen Voraussetzungen 47

III. Der Einfluß der Gezeiten und der Tageszeit auf den Nahrungserwerb

1. Der Einfluß der Gezeiten
   a) Die Anzahl der fischenden Vögel 49
   b) Die Anzahl der rastenden Vögel 53
   c) Die Fütterungshäufigkeit 54
2. Der Einfluß der Tageszeit 55
3. Diskussion der Ergebnisse 58

---

1) Dissertation der Math.-Naturw. Fakultät der Rhein. Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn. D 5.

Seite

IV. Der Einfluß des Wetters auf den Nahrungserwerb ... 59
V. Das Verhalten der Seeschwalben beim Beuteerwerb ... 61
VI. Besonderheiten beim Fang der einzelnen Beutetierarten ... 63
VII. Beziehungen zur menschlichen Fischerei ... 71
VIII. Diskussion der Ergebnisse zum Nahrungserwerb ... 73

C. Der Einfluß der Ernährung auf die Brutbiologie

I. Vorbrutzeit, Eiablage und Gelegegröße
1. Die beobachteten Schwankungen
a) Der Verlauf von Vorbrutzeit und Eiablage ... 75
b) Die Gelegegröße ... 77
2. Die Ursachen ... 77
3. Diskussion der Ergebnisse ... 80

II. Die Jungenaufzucht
1. Die Fütterungshäufigkeit
a) Die Beziehung zur Qualität der Nahrung ... 81
b) Die Abhängigkeit von der Anzahl der Nestgeschwister ... 85
c) Diskussion der Ergebnisse ... 86
2. Die Beschaffenheit der Beutetiere in ihrer Beziehung zum Alter der Jungen
a) Die Größe der Beute ... 86
b) Die Qualität der Nahrung ... 88
3. Die Entwicklung der Jungen ... 90
4. Der Einfluß der Ernährung auf Jungensterblichkeit und Bruterfolg
a) Die beobachteten Schwankungen ... 92
b) Die Ursachen ... 93
c) Diskussion der Ergebnisse ... 96

Nistökologie

I. Die Beschaffenheit des Nistplatzes
1. Die Zusammensetzung der Vegetation ... 98
2. Vegetationshöhe und -dichte ... 101
3. Diskussion der Ergebnisse ... 103

II. Verschiebungen in der Wahl der Nistplätze
1. Die beobachteten Verschiebungen ... 106
2. Die Ursachen ... 108

III. Die Farbe der Eier und der Jungen und ihre Beziehung zur Beschaffenheit des Nistplatzes
1. Die Eifarbe ... 110
2. Die Farbe der Dunenjungen ... 111
3. Diskussion der Ergebnisse ... 112

Diskussion des Gesamtergebnisses ... 113

Zusammenfassung

I. Ergebnisse, die Unterschiede zwischen beiden Arten betreffen ... 119
II. Ergebnisse, die für beide Arten gemeinsam gelten ... 121

Literatur ... 122

Einleitung

Das vergleichende Studium nahe verwandter oder sehr ähnlicher Tierarten läßt einen tieferen Einblick in biologische Zusammenhänge erwarten als die Untersuchung einzelner Arten. So erschien es reizvoll, die Ökologie unserer beiden sehr ähnlichen und sicher nahe verwandten Seeschwalbenarten, *Sterna hirundo* und *Sterna paradisaea,* näher zu untersuchen.

Analysen der Nahrung beider Arten sind verschiedentlich gemacht worden, doch fehlt es an genaueren Untersuchungen in Gebieten, in denen beide Seeschwalbenarten nebeneinander brüten und somit denselben Umweltsbedingungen unterworfen sind. So schreiben Fisher & Lockley (1954): "It is true, however, that no deliberate and quantitative research has so far been done on certain obvious pairs actually in the zones were the two species overlap. — Thus no serious work has been done on the food of the arctic and common terns in the fairly wide zones of overlap in both New and Old Worlds, ..."

Genauere Untersuchungen zur Nistökologie der Arten wurden bisher nur in den skandinavischen Ländern, insbesondere Finnland, durchgeführt.

Die vorliegende Arbeit soll mit dazu beitragen, diese Lücken zu schließen. Ihr Ziel ist es außerdem, beide Arten im Hinblick auf ihre Beziehung zur Umwelt miteinander zu vergleichen und Unterschiede hinsichtlich ihrer Entstehungsgeschichte und ihrer Auswirkung auf Bestand und Verbreitung der Arten zu diskutieren.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. G. Niethammer, danke ich herzlich für die Förderung meiner Untersuchungen insbesondere durch viele wertvolle Anregungen. Herr Direktor Dr. F. Goethe (Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland" in Wilhelmshaven) gab mir das Thema der Arbeit und hat an ihrer Durchführung mit wichtigen Hinweisen und Ratschlägen teilgenommen. Ihm sei hiermit ebenfalls gedankt. Dem „Mellumrat", vor allem Herrn Landesminister a. D. R. Tantzen (†), sage ich Dank für die mir gewährten Studienaufenthalte auf Wangeroog. Herr Hans Rittinghaus („Vogelwarte Helgoland") war so freundlich, die Veröffentlichung der Ergebnisse seiner eigenen Untersuchungen zur Ernährung der Flußseeschwalbe mit Rücksicht auf meine Arbeit vorerst zurückzustellen. Außerdem danke ich Herrn Rittinghaus, der sich seit vielen Jahren mit Ethologie und Ökologie der auf der Nachbarinsel Oldeoog brütenden Seeschwalben beschäftigt, für manchen wertvollen Rat. Die Herren Prof. Dr. P. F. Meyer-Waarden und Dr. K. Tiews (Bundesforschungsanstalt für Fischerei, Hamburg) zeigten sich an meiner Arbeit sehr interessiert. Ich verdanke ihnen Angaben und Hinweise zur fischereikundlichen Seite meiner Untersuchungen.

Ohne das freundliche Entgegenkommen und mancherlei materielle Hilfeleistung vieler Inselbewohner wäre die praktische Durchführung meiner Untersuchungen oft in Frage gestellt worden. Ihnen allen spreche ich hiermit meinen besonderen Dank aus.

Untersuchungsgebiet, Material und Methode

Die Untersuchungen wurden auf der Insel Wangeroog (53° 47′ N, 07° 54′ E) durchgeführt, der östlichsten in der Kette der sieben Ostfriesischen Inseln. Naturschutzgebiete nehmen große Teile des Geländes ein und sind bevorzugte, von Silbermöwen freie Seeschwalbenbrutplätze. Im Seevogelschutzgebiet Wangeroog-

West (des „Mellumrates", zugleich Außenstation des Instituts für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland" in Wilhelmshaven) brütet die Küstenseeschwalbe[1]) in günstigen Jahren mit 400—450 Paaren neben der im allgemeinen noch häufigeren Flußseeschwalbe[2]). Das Gebiet war daher besonders geeignet.

Meine Studienaufenthalte erstreckten sich auf die Zeit von Ende April bis Mitte September der Jahre 1962—64, 1963 nur bis Mitte August.

Grundlage der Untersuchungen zur Zusammensetzung der Nahrung und zur Fütterungshäufigkeit waren Beobachtungen, die ich in mehr als 400 Stunden von einem Versteckzelt aus machen konnte[3]). Das Zelt (Grundfläche 80 × 80 cm, Höhe 1,5 m) konnte von innen her getragen werden. Es war daher möglich, ohne nennenswerte Störung an Jungvögel heranzuwandern. Ich konnte die Bestimmung der Beutetiere, die von den Altvögeln herbeigebracht und verfüttert wurden, aus 2—15 m Entfernung mit bloßem Auge oder mit Hilfe eines 10 × 60-Fernglases vornehmen. Bestimmte Jungvögel wurden so für mehrere Stunden täglich (maximal 18,5) unter ständiger Kontrolle gehalten. Junge, deren Eltern besonders aggressiv oder scheu waren, blieben bei der Auswertung des Materials für die Fütterungshäufigkeit unberücksichtigt. Neben der Beutetierart und der Uhrzeit der Fütterungen konnte ich alle wichtigen Vorkommnisse am Nest aufzeichnen. Nebenher wurde die Artzugehörigkeit der Beute notiert, mit der andere, nicht zum jeweiligen Nest gehörende Altvögel umherflogen oder an Nachbarnestern fütterten. Nach Möglichkeit wurden immer wieder andere Jungvögel unterschiedlichen Alters an verschiedenen Stellen des Gebietes kontrolliert.

Zur Ergänzung sammelte ich „Halsringproben" und untersuchte Mageninhalte und Nahrungsreste, die von Seeschwalben beim Beringen ausgewürgt worden waren. Beutetiere, die ich neben den Nestern finden konnte, wurden ebenfalls gesammelt. Ein Teil der Nahrung wurde frisch oder als Alkoholmaterial gemessen und gewogen. Er diente vor allem quantitativen Berechnungen zum Nahrungsbedarf.

Beobachtungen und Zählungen von der Insel oder von Fischereifahrzeugen aus gaben Aufschluß über den Nahrungserwerb der Arten. Stellen, an denen ich fischende Seeschwalbenschwärme beobachten konnte, wurden kartiert. Im Jahre 1964 konnte ich 41 F. und 75 K. farbig kennzeichnen. Dieser Versuch sollte mit dazu beitragen, den Aktionsradius und die Lage der Fangplätze beider Arten zu ermitteln. An bestimmten Stellen konnte ich Nahrungsproben entnehmen, während die Vögel dort fischten.

Die Gezeiten- und Tageszeitabhängigkeit wurde durch Zählungen rastender und fischender Seeschwalben untersucht. Die Zählungen erstreckten sich vielfach jeweils über einen Tag und wurden in stündlichen Abständen wiederholt. In drei Nächten untersuchte ich die Aktivität der Vögel während der Nachtstunden.

Über die Dauer der Vorbrutzeit, den Verlauf der Eiablage und die Sterblichkeit der Küken gaben tägliche Beobachtungen bzw. eine genaue Nachsuche Aufschluß. Die jährliche Anzahl der Brutpaare konnte ich gegen Ende der Eiablageperiode durch eine Zählung der Nester ermitteln. Nachzügler (meist am Rande der Kolonie) wurden später noch möglichst genau erfaßt.

Ich versuchte, die von Jahr zu Jahr auftretenden Schwankungen in der Gelegegröße beider Arten durch die Untersuchung möglichst vieler Nester zu ermitteln. Die Artzugehörigkeit dieser Nester mußte dabei einwandfrei feststehen. Die Gelege wurden nach der Eiablageperiode und möglichst dort untersucht, wo die Vögel sehr frühzeitig mit dem Legen begonnen hatten. Die Nester mußten zwar aus möglichst verschiedenen Teilen der Kolonie, in den aufeinanderfolgenden Jahren jedoch aus denselben, seit alters her besiedelten Gebieten stammen. Nachgelege und solche, bei denen eine Reduzierung der Eizahl durch Hochwasser oder durch räuberische Tiere zu befürchten war, wurden ausgeschaltet. Zum Nach-

---

[1]) Im folgenden mit K. abgekürzt.

[2]) Im folgenden mit F. abgekürzt.

[3]) Dem Institut für Vogelforschung danke ich für die Überlassung des Zeltes.

weis der Dreiergelege der K. fing ich die Vögel entweder auf dem Nest oder beobachtete sie vom Versteckzelt aus beim Brüten.

Um die Entwicklung der Küken zu verfolgen und den Zeitpunkt ihres Flüggewerdens zu erfassen, wurden Jungvögel gemessen und gewogen.

Im Jahr 1962 untersuchte ich die Ansprüche beider Arten an den Nistplatz, indem ich die Beschaffenheit des Nestuntergrundes ermittelte und genaue Vegetationsaufnahmen (Artenzusammensetzung, Bedeckungsgrad der Pflanzenwelt und Vegetationshöhe) in geringem Umkreis um zahlreiche Nester durchführte. Diesem Ziele diente auch die kartographische Erfassung der Neststandorte und der Vegetationszusammensetzung des Seevogelschutzgebietes im Jahre 1964.

Umsiedlungen der Seeschwalben innerhalb des Gebietes konnten u. a. durch Beringungen und Wiederfänge nachgewiesen werden. Zur Ermittlung der Ursachen dienten auch vergleichende Vegetationshöhenmessungen an denselben oder ähnlichen Stellen in den aufeinanderfolgenden Jahren.

Schließlich untersuchte ich zahlreiche Eier und Dunenjunge, um die Häufigkeit bestimmter Farbtypen festzustellen.

NAHRUNGSÖKOLOGIE

A. Der Nahrungsverbrauch

I. Der Gesamtverbrauch

1. *Auswertung von Beobachtungen*

a) Fütterungen bestimmter Jungvögel

In den Tabellen 1 und 2 sind die Beobachtungen an allen Jungvögeln zusammengefaßt, die während einer bestimmten Zeitdauer unter ständiger Kontrolle standen. Bei diesen Vögeln wurden also sämtliche Fütterungen registriert. Allerdings konnte ich die Artzugehörigkeit der Beutetiere bei 23,4 % (141 von 602) aller Fütterungen bei der K. bzw. 16,8 % (62 von 370) bei der F. nicht ermitteln. Vielfach war der Vorgang verdeckt, manchmal erfolgte die Fütterung auch zu schnell. Nur selten waren mir Beutetiere wirklich unbekannt. Die Gruppe unbestimmter Exemplare blieb bei der Auswertung unberücksichtigt. Die Gesamtzahl der erkannten Tiere wurde als 100 % zugrunde gelegt. Hierbei liegt der Anteil der nicht erfaßten Arten nur bei schätzungsweise 5 %. Es dürfte sich vorwiegend um kleinere Exemplare mit geringer Bedeutung im Nahrungshaushalt der Seeschwalben gehandelt haben.

Berechnet man den Anteil einzelner Beutetierarten nur nach ihrer Anzahl, so werden sehr kleine Tiere leicht überbewertet. Tabelle 2 bringt daher die Anteile auch in Gewichtsprozenten. Von jeder Tiergruppe wurde zumindest ein Exemplar typischer Größe gemessen und gewogen, meist jedoch waren es mehrere oder viele (besonders bei Clupeidae und Portunidae). Unter Berücksichtigung von Anzahl und Größe der nachgewiesenen Tiere konnte ich Durchschnittsgewichte berechnen. Viele Exemplare wurden frisch gewogen; bei Alkoholmaterial sind Längen- und Gewichtsverluste nach Möglichkeit mitberücksichtigt worden. Ich erhielt folgende Durchschnittsgewichte je Beutetier: Clupeidae = 3 g, Pleuronectiformes = 2 g, Ammodytidae = 4 g, Gasterosteidae = 3 g, Gadidae (*Onos*) = drei Exemplare zusammen 0,5 g, Syngnathidae = 1 g, Gobiidae = 1 g, Salmonidae = 4 g,

Percidae = 4,5 g, Agonidae = 5 g, Portunidae = 3 g, Crangonidae = 1 g, Polychaeta = 1 g und Cephalopoda = 5 g.

In den Tabellen sind nur höhere systematische Kategorien (meist Familien) genannt. Vielfach war nämlich aus der Entfernung nur eine grobe Bestimmung möglich. Aber auch für die Tiere, die ich sofort genau bestimmen konnte, habe ich die Aufgliederung auf die Ausführungen auf S. 23 ff. verschoben, um das Material zu vereinheitlichen.

Tabelle 1 Die Nahrung der Seeschwalben nach der Auswertung der Fütterungen bestimmter Jungvögel. Berechnung nur nach Anzahl der Beutetiere.

Beutetiergruppen	Flußseeschwalbe		Küstenseeschwalbe	
Vertebrata (Pisces)	231	(75,0 %)	239	(51,8 %)
Clupeidae	162	(52,6 %)	121	(26,2 %)
Pleuronectiformes	14	(4,5 %)	45	(9,8 %)
Ammodytidae	22	(7,1 %)	14	(3,0 %)
Gasterosteidae	16	(5,2 %)	13	(2,8 %)
Gadidae	1	(0,3 %)	30	(6,5 %)
Syngnathidae	6	(1,9 %)	9	(2,0 %)
Gobiidae	6	(1,9 %)	4	(0,9 %)
Salmonidae	1	(0,3 %)	3	(0,7 %)
Percidae	2	(0,6 %)	—	—
Agonidae	1	(0,3 %)	—	—
Evertebrata	77	(25,0 %)	222	(48,2 %)
Crustacea	55	(17,9 %)	192	(41,6 %)
Portunidae	21	(6,8 %)	115	(24,9 %)
Crangonidae	34	(11,0 %)	77	(16,7 %)
Polychaeta	21	(6,8 %)	30	(6,5 %)
Cephalopoda	1	(0,3 %)	—	—
	308	(100,0 %)	461	(100,0 %)

Tabelle 2 Die Nahrung der Seeschwalben nach der Auswertung der Fütterungen bestimmter Jungvögel. Berechnung nach Anzahl und Gewicht der Beutetiere (in g)

Beutetiergruppen	Flußseeschwalbe		Küstenseeschwalbe	
Vertebrata (Pisces)	680	(84,7 %)	578	(56,1 %)
Clupeidae	486	(60,5 %)	363	(35,2 %)
Pleuronectiformes	28	(3,5 %)	90	(8,7 %)
Ammodytidae	88	(11,0 %)	56	(5,4 %)
Gasterosteidae	48	(6,0 %)	39	(3,8 %)
Gadidae	—	—	5	(0,5 %)
Syngnathidae	6	(0,7 %)	9	(0,9 %)
Gobiidae	6	(0,7 %)	4	(0,4 %)
Salmonidae	4	(0,5 %)	12	(1,2 %)
Percidae	9	(1,1 %)	—	—
Agonidae	5	(0,6 %)	—	—
Evertebrata	123	(15,3 %)	452	(43,9 %)
Crustacea	97	(12,1 %)	422	(41,0 %)
Portunidae	63	(7,8 %)	345	(33,5 %)
Crangonidae	34	(4,2 %)	77	(7,5 %)
Polychaeta	21	(2,6 %)	30	(2,9 %)
Cephalopoda	5	(0,6 %)	—	—
	803	(100,0 %)	1030	(100,0 %)

b) Verschiedene andere Beobachtungen

Das Material umfaßt Beobachtungen an Seeschwalben, die

1. in der Absicht, ihre Jungen oder Partner zu füttern, überhinflogen,
2. bei der Balz mit Beutetieren umherflogen oder
3. ihre Jungen oder Partner in der Nähe des Beobachtungszeltes fütterten, ohne unter ständiger Kontrolle zu stehen.

Zu Punkt 2 ist noch folgendes zu ergänzen: Im Gegensatz zu den unter 1 genannten Vögeln, die zielstrebig zu einer bestimmten Stelle innerhalb der Kolonie fliegen, handelt es sich hierbei nach Cullen (1956) überwiegend um unverpaarte Seeschwalben auf Partnersuche, die meist über einen längeren Zeitraum hinweg mit ihrer Beute umherstreifen. Sie lassen sich zwischendurch häufig in fremden Revieren nieder. Um bei derselben Beutetierart Doppelzählungen nach Möglichkeit zu vermeiden, zählte ich solche Vögel immer nur einmal innerhalb einer Viertelstunde, sofern nicht die unterschiedliche Größe der Beute oder ein bestimmtes Kennzeichen der Seeschwalbe anzeigten, daß es sich um mehr als einen Vogel handelte.

Die Anzahl und Verteilung der Beobachtungsstunden deckt sich weitgehend mit den auch bei a) zugrundegelegten. Die wenigen unbekannten Beutetiere blieben ebenfalls unberücksichtigt.

Im Jahre 1963 wurden Clupeiden von beiden Seeschwalbenarten derart häufig erbeutet, daß es mir nicht gelang, mit Hilfe der beschriebenen Beobachtungsmethode das Zahlenverhältnis dieser Fische gegenüber den anderen Tieren zu ermitteln. Tabelle 3 und Abbildung 1 bringen daher das Ergebnis ohne die Clupeiden.

Tabelle 3 Die Nahrung der Seeschwalben nach der Auswertung verschiedener Beobachtungen (ohne Clupeiden).

Beutetiergruppen	Flußseeschwalbe		Küstenseeschwalbe	
Vertebrata (Pisces)	170	(68,8 %)	106	(29,9 %)
Pleuronectiformes	73	(29,6 %)	47	(13,2 %)
Ammodytidae & Anguillidae	64	(25,9 %)	19	(5,4 %)
Gasterosteidae	12	(4,9 %)	12	(3,4 %)
Gadidae	2	(0,8 %)	8	(2,3 %)
Syngnathidae	7	(2,8 %)	17	(4,8 %)
Gobiidae	6	(2,4 %)	2	(0,6 %)
Salmonidae	3	(1,2 %)	1	(0,3 %)
Agonidae	3	(1,2 %)	—	—
Evertebrata	77	(31,2 %)	249	(70,1 %)
Crustacea	60	(24,3 %)	230	(64,8 %)
Portunidae	33	(13,4 %)	160	(45,1 %)
Crangonidae	27	(10,9 %)	70	(19,7 %)
Polychaeta	10	(4,0 %)	15	(4,2 %)
Cephalopoda	7	(2,8 %)	4	(1,1 %)
	247	(100,0 %)	355	(100,0 %)

2. *Untersuchungen von Mageninhalten und ausgewürgten Beutetierresten*

Die wenigen Mageninhaltsbefunde stammen von tot aufgefundenen Vögeln — meist waren sie räuberischen Tieren zum Opfer gefallen — oder solchen, die verletzt aufgegriffen wurden und dann getötet werden mußten. Ich untersuchte 32 Mägen der F. und 17 der K. Mit Ausnahme von zwei F. stammte das Material von Altvögeln. Ein sehr hoher

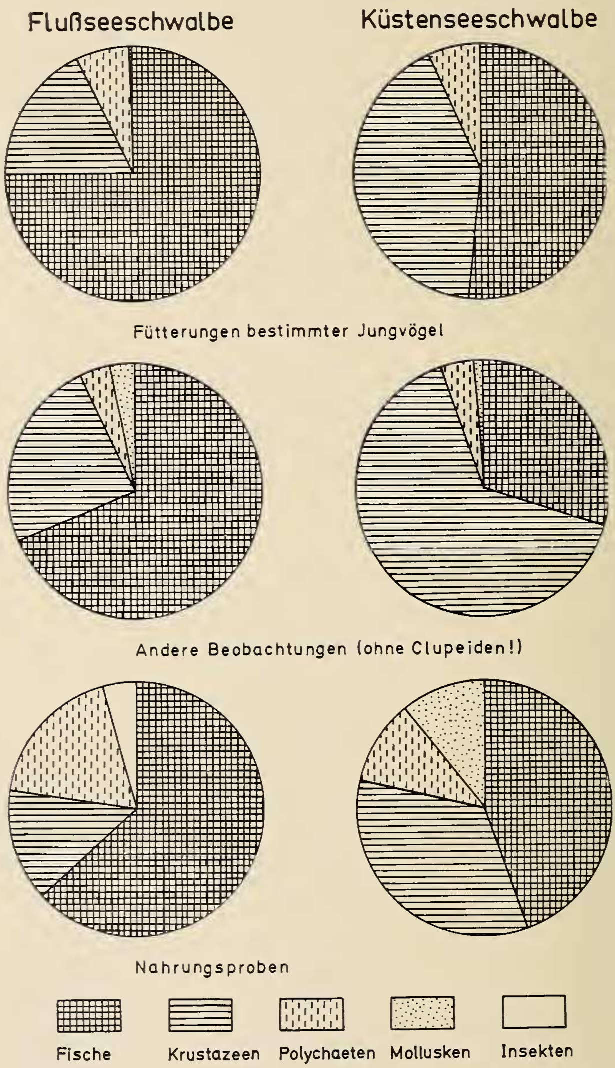


Abb. 1: Übersicht über die Anteile wichtiger Beutetiergruppen in der Nahrung der Seeschwalben.

Anteil, 14 Mägen der F. und vier der K., erwies sich — bis auf sehr geringe und unbestimmbare Reste, Sandkörnchen, Federteile und Vegetabilien — als leer. Dies ist wohl darauf zurückzuführen, daß die meisten Mägen nicht unmittelbar nach dem Tode der Vögel untersucht werden konnten, während die Verdauungssäfte noch länger wirksam waren (siehe van Koersfeld, 1951).

Das Material an ausgewürgten Nahrungsresten besteht aus 21 Proben von der F. und 30 von der K., und zwar von Alt- und Jungvögeln.

Bei der Gesamtauswertung (Mageninhaltsbefunde und ausgewürgte Beutetierreste zusammengefaßt) wurde nicht die Anzahl der Nahrungsproben, sondern die Anzahl der Vorkommen bestimmter Beutetiergruppen als 100 % zugrundegelegt. Letztere ist etwas höher, weil ja in manchen Proben zwei und mehr Gruppen vertreten waren. Diese von Belopolskii (1957) übernommene Auswertungsweise erleichtert auch die graphische Darstellung (Abb. 1 unten).

Tabelle 4 Die Nahrung der Seeschwalben nach der Auswertung von Nahrungsproben (100 % = Gesamtzahl der Vorkommen bestimmter Beutetiergruppen).

Beutetiergruppen	Flußseeschwalbe	Küstenseeschwalbe
Pisces	31 (63,3 %)	25 (44,6 %)
Insecta	2 (4,1 %)	— —
Crustacea	7 (14,3 %)	19 (33,9 %)
Polychaeta	9 (18,4 %)	6 (10,7 %)
Mollusca	— —	6 (10,7 %)
	49 (100,0 %)	56 (100,0 %)

3. *Genauere Bestimmung der festgestellten Beutetiere mit einer Übersicht über die nachgewiesenen Arten*

Die folgende Zusammenstellung beruht auf Material von recht unterschiedlicher Herkunft. Ein Teil der in den Tabellen 1—3 zusammengestellten Beutetiergruppen konnte bereits aus der Entfernung genauer bestimmt werden. Von den meisten sammelte ich ausschließlich oder zusätzlich Exemplare, um sie dann näher zu bestimmen. Solche Beutetiere fand ich vor allem an den Nestern der Vögel, wo sie meist von den kleinen Jungen verloren worden waren. Die Zugehörigkeit zu einer der beiden Seeschwalbenarten mußte dabei einwandfrei feststehen. Zusätzliches Material konnte ich auch mit Hilfe der „Halsringmethode" gewinnen. Ausgewürgte Beutetierreste ließen in den meisten und die Mageninhalte in vielen Fällen noch eine genauere Bestimmung zu. Hinsichtlich der Nomenklatur folge ich Stresemann (1957, 1961).

Pisces (Fische)

Clupeidae (Heringe i. w. S.)

Alle gesammelten Fische dieser Gruppe wurden nach der Wirbelzahl genauer bestimmt, die besser erhaltenen Exemplare außerdem auch nach äußeren Merkmalen[1]). Von 81 Fischen, deren Artzugehörigkeit ich ermitteln konnte, entfielen 36 auf *Clupea harengus* L. (Hering) und 45 auf *Sprattus sprattus* L. (Sprotte). Unterschiede hinsichtlich ihrer Auswahl durch die beiden Seeschwalbenarten bestanden offenbar nicht.

Pleuronectiformes (Plattfische)

Ich konnte Angehörige der Familien Pleuronectidae (Schollen i. w. S.) und Soleidae (Seezungen) nachweisen. Vom Beobachtungszelt aus ließen sich letztere (*Solea solea* L.) durch ihre Größe und Form oft von den Schollen unterscheiden. Von 179 Plattfischen wurden so 10 als *Solea* erkannt. Neun von 87 (10,3 %) entfielen auf die F., eine von 92 (1,1 %) auf die K. Unter 19 gesammelten Fischen waren fünf *Solea*. Bei den Pleuronectiden selbst handelte es sich ausschließlich um *Pleuronectes platessa* L.

Ammodytidae (Sandaale) und Anguillidae (Aale)

Alle in Tabelle 1 bzw. 2 aufgeführten Exemplare wurden als *Ammodytes* spec. erkannt. Bei den 83 von Tabelle 3 war dies nicht immer möglich. 58 entfielen hier auf *Ammodytes*, in 23 Fällen gelang die nähere Bestimmung aus der Ferne nicht, und nur zweimal erkannte ich *Anguilla anguilla* L. (Flußaal) sicher (je einmal bei beiden Seeschwalbenarten). Über einen weiteren Nachweis von *Anguilla* siehe S. 66. Sieben gesammelte Sandaale gehörten der Art *Ammodytes tobianus* L. an.

Gasterosteidae (Stichlinge)

Drei Exemplare wurden gesammelt und als *Gasterosteus aculeatus* L. (Dreistacheliger Stichling) bestimmt. Ein weiteres Exemplar der Art wurde im Mageninhalt nachgewiesen.

Gadidae (Schellfische i. w. S.)

Unter den 41 Nachweisen in den Tabellen 1—3 ist der relativ große *Merlangus merlangus* L. (Wittling) nur je einmal bei beiden Seeschwalbenarten vertreten. Hingegen beobachtete ich 39mal die sehr kleinen Jungfische von *Onos* spec. (Seequappe) als Beuteobjekte. Von drei gesammelten Exemplaren gehörte eines zu *Onos mustela* L. (Fünfbärtelige Seequappe); bei den beiden anderen gelang die Bestimmung nur bis zur Gattung.

Syngnathidae (Seenadeln)

Sieben Fische gehörten der Art *Syngnathus rostellatus* Nilss. (Kleine Seenadel) an.

Gobiidae (Grundeln)

Von zwei gesammelten Exemplaren konnte ich eines als *Gobius minutus* Pallas (Sandküling) bestimmen.

Salmonidae (Lachse i. w. S.)

Nur *Osmerus eperlanus* L. (Stint). Zwei Fische konnten gesammelt und bestimmt werden.

Percidae (Barsche)

Eines der beiden nachgewiesenen Exemplare wurde eingesammelt und als *Perca fluviatilis* L. (Flußbarsch) bestimmt.

Agonidae (Panzergroppen)

Nur *Agonus cataphractus* L. (Steinpicker). Ich konnte die Artzugehörigkeit dreier gesammelter Fische ermitteln.

---

[1]) Für die Anleitung zum Bestimmen der Clupeiden danke ich Herrn Dr. H. Schulz vom Institut für Seefischerei der Bundesforschungsanstalt für Fischerei, Hamburg

Insecta (Insekten)

Ein Exemplar erwies sich als *Stenophylax permistus* McLachlan[1]) aus der Ordnung der Trichoptera (Köcherfliegen). Eine flügge junge F. wurde beim Erbeuten eines Kleinschmetterlings beobachtet.

Crustacea (Krebstiere)

Portunidae (Schwimmkrabben i. w. S.)

35 gesammelte Exemplare gehörten zu *Carcinus maenas* L. (Strandkrabbe). Die eigentliche Schwimmkrabbe (*Portunus holsatus* Fabricius) wurde nie festgestellt.

Crangonidae (Garnelen i. e. S.)

Neun Garnelen gehörten der Art *Crangon crangon* L. (Nordseegarnele) an.

Polychaeta (Meeresborstenwürmer)

Ich konnte Angehörige der Familien Arenicolidae und Nereidae nachweisen. Bei einem Teil der in den Tabellen 1—3 aufgeführten Beobachtungen war eine genauere Unterscheidung aus der Ferne möglich: Von 72 Würmern waren offenbar 17 *Arenicola marina* L. (Pierwurm) und 15 *Nereis* spec. Die meisten (44) konnten nicht genauer angesprochen werden. Ich konnte *Arenicola* als Beute der F. nur einmal erkennen, während die anderen Polychaeten bei beiden Arten festgestellt wurden.

Von 12 gesammelten Nereiden[1]), die noch mehr oder weniger vollständig erhalten waren, gehörten sieben zu der Art *Nereis succinea* Leuckart und vier zu *Nereis diversicolor* O. F. Müller. Ein Nereide war nicht mehr genau zu bestimmen; er gehörte entweder *N. pelagica* L. oder *N. zonata* Malmgren an.

Die in den Seeschwalbenmägen gefundenen Polychaetenkiefer stammten sämtlichst von Nereiden. *Arenicola* konnte hier nicht nachgewiesen werden. Wie mir Frau Dr. Hartmann-Schröder freundlicherweise mitteilte, besitzt *Arenicola* keine Kiefer, was das Fehlen in den Mageninhalten erklärt.

Mollusca (Weichtiere)

Cephalopoda (Tintenfische)

Ich sammelte acht Tintenfische, wovon fünf der Art *Allotheutis subulata* Lamarck (Gepfriemter Zwergkalmar) zugehörten. Die übrigen, stark angedauten Exemplare dürften mit größter Wahrscheinlichkeit zu derselben Art zählen.

Gastropoda (Schnecken)

Im Magen einer K. befand sich eine *Hydrobia ulvae* Pennant (Wattschnecke), die wohl eher als zufällige Beute zu betrachten ist.

Übersicht über die sicher nachgewiesenen Beutetierarten

Vertebrata
- Pisces
  - Clupeidae
    1. *Clupea harengus* L.
    2. *Sprattus sprattus* L.
  - Pleuronectidae
    3. *Pleuronectes platessa* L.
  - Soleidae

---

[1]) Die Bestimmung verdanke ich Herrn Dr. W. Döhler, Klingenberg/Main.

[1]) Für die Bestimmung dieser Exemplare wie auch der Polychaetenkiefer in den Nahrungsproben danke ich Frau Dr. G. Hartmann-Schröder vom Zoolog. Staatsinstitut und Museum, Hamburg.

4. *Solea solea* L.
Ammodytidae
5. *Ammodytes tobianus* L.
Anguillidae
6. *Anguilla vulgaris* L.
Gasterosteidae
7. *Gasterosteus aculeatus* L.
Gadidae
8. *Merlangus merlangus* L.
9. *Onos mustela* L.
Syngnathidae
10. *Syngnathus rostellatus* Nilss.
Gobiidae
11. *Gobius minutus* Pallas
Salmonidae
12. *Osmerus eperlanus* L.
Percidae
13. *Perca fluviatilis* L.
Agonidae
14 *Agonus cataphractus* L.

Evertebrata

Insecta
Trichoptera
15. *Stenophylax permistus* McLachlan
Crustacea
Portunidae
16. *Carcinus maenas* L.
Crangonidae
17. *Crangon crangon* L.
Polychaeta
Arenicolidae
18. *Arenicola marina* L.
Nereidae
19. *Nereis diversicolor* O. F. Müller
20. *Nereis succinae* Leuckart
Mollusca
Cephalopoda
21. *Allotheutis subulata* Lamarck
Gastropoda
22. *Hydrobia ulvae* Pennant

Von den genannten Arten beobachtete ich *Perca fluviatilis*, *Agonus cataphractus* und *Stenophylax permistus* nur bei der F., *Nereis succinea* und Hydrobia ulvae nur bei der K. Alle anderen Tiere wurden für beide Seeschwalbenarten nachgewiesen.

4. *Diskussion der Ergebnisse*

Das wichtigste Ergebnis der Befunde von Wangeroog ist der wesentlich höhere Anteil an Fischen in der Nahrung der F. bzw. an Krustazeen bei der K. Diese Unterschiede fand ich während meiner Untersuchungszeit bei allen Nah-

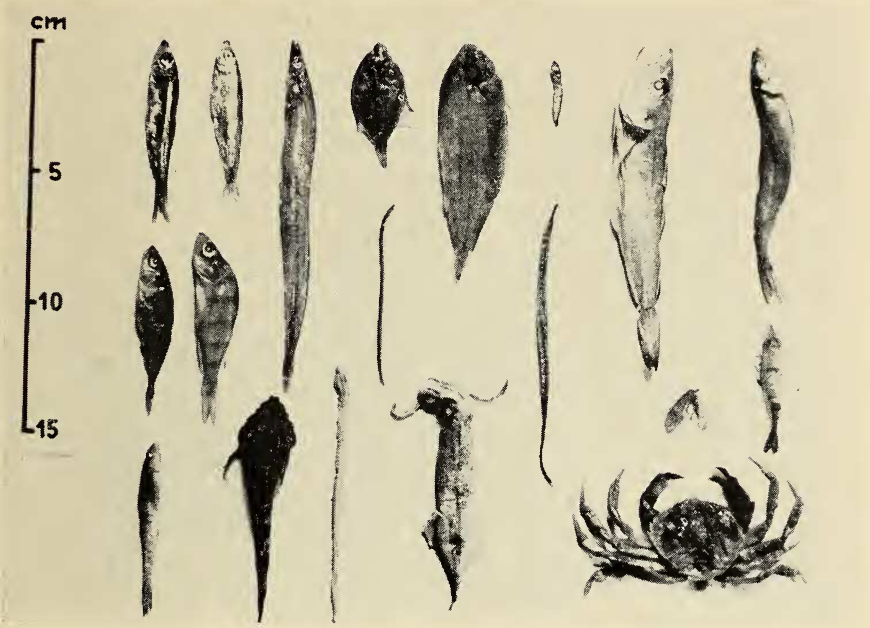


Abb. 2: Neunzehn Beutetierarten von Wangerooger Seeschwalben.

Obere Reihe (von links nach rechts): *Clupea harengus, Sprattus sprattus, Ammodytes tobianus, Pleuronectes platessa, Solea solea, Onos mustela, Merlangus merlangus, Osmerus eperlanus.*

Mittlere Reihe: *Gasterosteus aculeatus, Perca fluviatilis, Anguilla anguilla, Syngnathus rostellatus, Stenophylax permistus, Crangon crangon.*

Untere Reihe: *Gobius minutus, Agonus cataphractus, Nereis diversicolor, Allotheutis subulata, Carcinus maenas* (frisch gehäutet).

rungsanalysen. Beide Gruppen — Fische und Krustazeen — bilden zusammen einen relativ konstanten und bei beiden Seeschwalbenarten ungefähr gleichhohen Anteil an der Gesamtnahrung (Abb. 1).

Um die Literaturangaben zur Ernährung der Arten in anderen Brutgebieten mit den eigenen Befunden zu vergleichen, konnte ich für die F. die Ergebnisse von über 1300 Mageninhaltsbefunden und zahlreichen Beobachtungen einsehen. Bei der K. handelte es sich um knapp 200 Mägen, dafür waren hier die Feldbeobachtungen noch umfangreicher. Es sei aber noch einmal daran erinnert, daß trotz zahlreicher Angaben bisher keine brauchbaren Paralleluntersuchungen aus Gebieten vorliegen, in denen beide Seeschwalbenarten zusammen oder nebeneinander brüten.

Die meisten Angaben zur Ernährung der F. stammen aus Nordamerika, England, Skandinavien und Deutschland. Besondere Erwähnung verdient die wohl umfangreichste, aber offenbar nicht veröffentlichte Arbeit von Manuel (1931), der 742 Mägen der F. untersuchte. Kleinere Serien von Mageninhaltsbefunden stammen vor allem von Collinge (1924—27) und Palmer (1941).

Für die K. liegt besonders aus Kanada, Grönland, Spitzbergen, Island, England und Skandinavien Material vor. Umfangreichere Angaben stammen hierbei von Kullenberg (1947), Salomonsen (1950), Cullen (1956), Belopolskii (1957), Hawksley (1957) und Lövenskiöld (1964).

Bei einer Übersicht über die Literaturangaben zur Ernährung beider Seeschwalbenarten lassen sich zunächst keine deutlichen Unterschiede erkennen. Die drei Hauptgruppen Fische, Krustazeen und Insekten sind mit wechselnden Anteilen in der Nahrung fast aller F. und K. vorhanden. Andere Gruppen treten meist zurück. Wichtig ist der Herkunftsort der untersuchten Vögel: An Binnenlandbrutplätzen ist anscheinend der Insektenanteil in der Nahrung bei beiden Arten höher als an der Küste, wo die Krustazeen eine größere Bedeutung haben.

Nach genauerer Überprüfung der Angaben kann man doch einen geringen Unterschied erkennen: Bei der F. bilden anscheinend Fische die Grundnahrung, und die anderen Gruppen dienen in wechselndem Anteil als Ergänzung. Bei der K. ist eine solche Grundnahrung offenbar weniger ausgeprägt, bzw. jede der drei Gruppen für sich kann in bestimmten Biotopen zur Hauptnahrung werden, wobei der Anteil der übrigen sehr stark zurückgeht. Die Farne-Inseln Englands sind ein Brutplatz, an dem die Art sich fast ausschließlich auf Fische (*Ammodytes* und Clupeiden) verlegt hat (Bullough, 1942; Cullen, 1956). An einem großen Teil der hochnordischen Brutplätze (wie Grönland und Spitzbergen) stehen die Krustazeen zusammen mit pelagischen Mollusken im Vordergrund (Kullenberg, 1947; Salomonsen, 1950; Lövenskiöld, 1964). An den typischen Binnenlandbrutplätzen der Art (Teile Islands und Nordskandinaviens) kommen offenbar die Insekten an erster Stelle: Nach den Angaben von Hantzsch (1905), Roberts (1934) und Kullenberg (1947) gewinnt man den Eindruck, daß die K. sich hier rascher und gründlicher auf Insekten verlegen kann als die F. in entsprechenden Biotopen. Danach wäre aber die K. die anpassungsfähigere Art, die sich bei einem Mangel an bestimmten Beutetieren stärker auf andere umstellen kann und deren Angebot damit besser auszunutzen vermag.

Palmer (1941) meint, daß die Nahrung der K. mehr Garnelen, Insektenlarven und kleine Meeresorganismen enthalte als die der F. Letztere soll sich aber nach Austin (1938) bei Mangel an Fischen ebenfalls auf kleine Organismen umstellen. Kullenberg (1947) sagt von der F.: „Es will so scheinen, als ob sich die Art innerhalb ihres gesamten Verbreitungs- oder Brutgebietes in erster Linie von der Brut verschiedener Fischarten ernährte, die derart auftreten, daß sie für die Seeschwalbe mit ihren Fangmethoden erreichbar sind." Die K. soll eine Vorliebe für Insekten und kleinere pelagische Krustazeen haben und allgemein mehr pelagische Nahrung und mehr Arthropoden als die F. erwerben. Kullenberg möchte der K. sogar eine gewisse Spezialisierung auf pelagische Krustazeen und Mollusken zuschreiben. Er konnte Beziehungen zwischen der Verbreitung gewisser Bartenwale und der der K. nachweisen, die auf weitgehender Übereinstimmung in der Wahl dieser Nahrung beruhen.

Nach Einsicht in die Literaturangaben, insbesondere die Beobachtungen an gewissen Brutplätzen Englands, möchte ich annehmen, daß die Speziali-

sierung der Art wohl doch nicht so stark ist, wie Kullenberg angenommen hat. Jedenfalls sollte man diesen Begriff nicht als ein starres Gebundensein der K. an bestimmte Nahrungsorganismen verstehen, sondern eher als eine Anpassung gewisser, wenn auch sehr zahlreicher Populationen der Art an ein Überangebot bestimmter Nahrungsorganismen. Dann ist aber — und darin stimme ich offenbar mit Kullenberg nicht überein — die

Tabelle 5 Die Nahrung der Seeschwalben in den einzelnen Jahren nach der Auswertung der Fütterungen bestimmter Jungvögel.

F l u ß s e e s c h w a l b e

Beutetiergruppen	1963		1964	
Vertebrata (Pisces)	166	(89,7 %)	65	(52,8 %)
Clupeidae	5	(2,7 %)	12	(9,8 %)
Pleuronectiformes	150	(81,1 %)	9	(7,3 %)
Ammodytidae	10	(5,4 %)	12	(9,8 %)
Gasterosteidae	—	—	16	(13,0 %)
Gadidae	—	—	1	(0,8 %)
Syngnathidae	—	—	6	(4,9 %)
Gobiidae	—	—	6	(4,9 %)
Salmonidae	1	(0,5 %)	—	—
Percidae	—	—	2	(1,6 %)
Agonidae	—	—	1	(0,8 %)
Evertebrata	19	(10,3 %)	58	(47,2 %)
Crustacea	19	(10,3 %)	36	(29,3 %)
Portunidae	1	(0,5 %)	20	(16,3 %)
Crangonidae	18	(9,7 %)	16	(13,0 %)
Polychaeta	—	—	21	(17,2 %)
Cephalopoda	—	—	1	(0,8 %)
	185	(100,0 %)	123	(100,0 %)

K ü s t e n s e e s c h w a l b e

Beutetiergruppen	1962	1963		1964	
Vertebrata (Pisces)	9	121	(65,4 %)	109	(42,6 %)
Clupeidae	—	96	(51,9 %)	25	(9,8 %)
Pleuronectiformes	9	14	(7,6 %)	22	(8,6 %)
Ammodytidae	—	8	(4,3 %)	6	(2,3 %)
Gasterosteidae	—	—	—	13	(5,1 %)
Gadidae	—	—	—	30	(11,7 %)
Syngnathidae	—	—	—	9	(3,5 %)
Gobiidae	—	—	—	4	(1,6 %)
Salmonidae	—	3	(1,6 %)	—	—
Evertebrata	11	64	(34,6 %)	147	(57,4 %)
Crustacea	9	60	(32,4 %)	123	(48,0 %)
Portunidae	8	3	(1,6 %)	104	(40,6 %)
Crangonidae	1	57	(30,8 %)	19	(7,4 %)
Polychaeta	2	4	(2,2 %)	24	(9,4 %)
	20	185	(100,0 %)	256	(100,0 %)

F. die etwas stärker spezialisierte Art, da sie anscheinend Fische einseitiger bevorzugt als die K. Krustazeen.

Der auf Wangeroog gefundene höhere Anteil der Fische in der Nahrung der F. bzw. der Wirbellosen, insbesondere Krustazeen, in der Nah-

Tabelle 6 Die Nahrung der Seeschwalben in den einzelnen Jahren nach der Auswertung verschiedener Beobachtungen (Berechnung der prozentualen Anteile ohne Clupeiden).

Flußseeschwalbe

Beutetiergruppen	1962	1963		1964	
Vertebrata (Pisces)	8	58	(70,7 %)	104	(68,0 %)
Clupeidae	(9)	(Einige 100)		(39)	
Pleuronectiformes	3	19	(23,2 %)	51	(33,3 %)
Ammodytidae & Anguillidae	5	32	(39,0 %)	27	(17,6 %)
Gasterosteidae	—	1	(1,2 %)	11	(7,2 %)
Gadidae	—	—	—	2	(1,3 %)
Syngnathidae	—	1	(1,2 %)	6	(3,9 %)
Gobiidae	—	2	(2,4 %)	4	(2,6 %)
Salmonidae	—	3	(3,7 %)	—	—
Agonidae	—	—	—	3	(2,0 %)
Evertebrata	4	24	(29,3 %)	49	(32,0 %)
Crustacea	4	20	(24,4 %)	36	(23,5 %)
Portunidae	1	1	(1,2 %)	31	(20,3 %)
Crangonidae	3	19	(23,2 %)	5	(3,3 %)
Polychaeta	—	—	—	10	(6,5 %)
Cephalopoda	—	4	(4,9 %)	3	(2,0 %)
	12	82	(100,0 %)	153	(100,0 %)

Küstenseeschwalbe

Beutetiergruppen	1962		1963		1964	
Vertebrata (Pisces)	5	(12,5 %)	34	(29,8 %)	67	(33,3 %)
Clupeidae	(1)		(Einige 100)		(13)	
Pleuronectiformes	5	(12,5 %)	20	(17,5 %)	22	(10,9 %)
Ammodytidae & Anguillidae	—	—	9	(7,9 %)	10	(5,0 %)
Gasterosteidae	—	—	—	—	12	(6,0 %)
Gadidae	—	—	1	(0,9 %)	7	(3,5 %)
Syngnathidae	—	—	3	(2,6 %)	14	(7,0 %)
Gobiidae	—	—	—	—	2	(1,0 %)
Salmonidae	—	—	1	(0,9 %)	—	—
Evertebrata	35	(87,5 %)	80	(70,2 %)	134	(66,7 %)
Crustacea	35	(87,5 %)	73	(64,0 %)	122	(60,7 %)
Portunidae	32	(80,0 %)	13	(11,4 %)	115	(57,2 %)
Crangonidae	3	(7,5 %)	60	(52,6 %)	7	(3,5 %)
Polychaeta	—	—	7	(6,1 %)	8	(4,0 %)
Cephalopoda	—	—	—	—	4	(2,0 %)
	40	(100,0 %)	114	(100,0 %)	201	(100,0 %)

rung der K. stimmt also mit den betreffenden Angaben Kullenbergs überein. Dabei bleibt die Frage nach der Anpassungsfähigkeit bzw. Spezialisiertheit der Arten — für die ich auf Grund der Literaturangaben bereits eine Antwort gesucht habe — bei den Wangerooger Befunden zunächst noch offen. Sie läßt sich erst dann beantworten, wenn man die Arten hinsichtlich ihrer Beziehung zur Nahrungswelt, insbesondere ihrer Reaktion auf Bestandsschwankungen der Beutetiere, vergleichend betrachtet.

II. Schwankungen im Nahrungsverbrauch

1. *Die beobachteten Verschiebungen*

Die Tabellen 5, 6 und 7 bringen eine Aufgliederung des Materials aus den Tabellen 1, 3 und 4 nach Jahren.

Tabelle 7 Die Nahrung der Seeschwalben in den einzelnen Jahren nach der Auswertung von Nahrungsproben. (Zugrundegelegt ist die Anzahl der Vorkommen bestimmter Beutetiergruppen.)

Flußseeschwalbe

Beutetiergruppen	1962	1963	1964
Pisces	7	8	16
Insecta	—	—	2
Crustacea	2	2	3
Polychaeta	8	1	—
Mollusca	—	—	—
	17	11	21

Küstenseeschwalbe

Beutetiergruppen	1962	1963	1964
Pisces	2	16	7
Insecta	—	—	—
Crustacea	8	—	11
Polychaeta	3	—	3
Mollusca	1	—	5
	14	16	26

Vom Zeitpunkt meiner jährlichen Ankunft auf der Insel bis zum Beginn der Nestansitze (Anfang Juni) machte ich von Zeit zu Zeit Beobachtungen zur Nahrung der Seeschwalben, die ich hier ergänzend anführen will.

In der Zeit vom 30. 4. bis 31. 5. 1962 notierte ich an 11 Tagen, daß Seeschwalben (auch) mit anderen Beutetieren als Clupeiden flogen. Vom 20. 4. bis 31. 5. 1963 machte ich eine solche Beobachtung nur an einem Tag und vom 21. 4. bis 31. 5. 1964 an 12 Tagen. Diese Beobachtungen deuten darauf hin, daß die Nahrung der Arten in den Jahren 1962 und 1964 im Gegensatz zu 1963 auch schon zu Anfang recht uneinheitlich war: Clupeiden wur-

den zu Beginn der Brutperioden 1962 und 1964 weniger regelmäßig notiert als im Mai des dazwischenliegenden Jahres. Die Beobachtungen werden durch die Befunde an Nahrungsproben (Tabelle 7) gestützt, wobei die F. allerdings im Jahre 1964 durch den hohen Fischanteil eine Ausnahme machte.

Deutlicher werden die beschriebenen Schwankungen bei einer Durchsicht der Tabellen 5 und 6. Daraus geht auch hervor, daß in erster Linie einige wenige Tiergruppen oder -arten für die jährlichen Verschiebungen im Anteil der Fische und Wirbellosen verantwortlich sind, weil sie besonders auffälligen Schwankungen unterliegen und gegebenenfalls einen bedeutenden Anteil in der Nahrung ausmachen. Diese Schwankungen treten besonders hervor, wenn man alle Beobachtungen der betreffenden Arten aus den genannten Tabellen zusammenfaßt und in ihrer Abhängigkeit von der Anzahl der aufgewendeten Beobachtungsstunden darstellt (Tabelle 8).

Tabelle 8 Schwankungen von Jahr zu Jahr in der Anzahl wichtiger mit Hilfe der Beobachtungsmethode nachgewiesener Beutetiere in ihrer Beziehung zur Zahl der Beobachtungsstunden.

Jahr	Beob.-Std.	Clupeidae	Clupeidae je Std.	Portunidae	Portunidae je Std.	Crangonidae	Crangonidae je Std.
1962	24,50	10	0,4	41	1,7	7	0,3
1963	187,00	798[1])	4,3[1])	18	0,1	154	0,8
1964	175,75	89	0,5	270	1,5	47	0,3

[1]) Theoretische Werte, die aus dem Verhältnis der Clupeiden zu den übrigen Fischen in Tabelle 5 errechnet wurden.

In den Jahren 1962 und 1964 trat also ein wesentlich höherer Anteil an Wirbellosen, vor allem Strandkrabben, in der Nahrung beider Seeschwalbenarten auf als im Jahre 1963, in dem der Anteil an Fischen, vor allem Clupeiden, bedeutend höher war.

Bei welchen Beutetieren entsprechen nun den Verschiebungen in der Nahrung der Seeschwalben auch wirkliche Schwankungen im Nahrungsangebot?

Die folgenden Gründe sprechen sowohl für Bestandsschwankungen der Fische als auch der Krustazeen: Bei einem gleichhohen Clupeidenangebot im Jahre 1964 wie im Vorjahre hätte wie im Jahre 1963 fast der ganze Fischanteil aus Clupeiden bestehen müssen. Jedoch verteilt sich der Anteil 1964 mehr auf verschiedene andere Fischfamilien (Tabellen 5 und 6). Umgekehrt kann man den außerordentlich hohen Clupeidenanteil im Jahre 1963 nicht allein mit einem Mangel an Krustazeen erklären, denn dann

wäre eine gleichmäßigere Verteilung des Fischanteils auf die übrigen Familien zu erwarten gewesen, wie es im Jahre 1964 der Fall war.

Warum besteht nun der Krustazeenanteil 1963 fast ausschließlich aus *Crangon*, 1964 jedoch überwiegend aus *Carcinus*? Auch hier muß man — vom Clupeidenangebot unabhängige — Bestandsschwankungen dieser Arten annehmen. Meines Erachtens kann es sich hierbei nur um *Carcinus* handeln. Die Garnele ist im Wattengebiet um Wangeroog derart häufig, daß sich ihre Bestandsveränderungen zwar in der Fischerei, jedoch kaum im Nahrungshaushalt der Seeschwalben bemerkbar machen können. Sie hat vielmehr als Ersatznahrung zu gelten. Ebenso sind auch die Schwankungen der übrigen Beutetiere in der Nahrung sicher sekundärer Natur.

Die auffälligste Schwankung innerhalb einer Brutperiode trat 1963 auf. Der Zeitraum vom 1. bis 11. Juli dieses Jahres hob sich in der Anzahl gewisser Beutetiere von der Zeit vorher und nachher deutlich ab, wie Tabelle 9 zeigt.

Tabelle 9 Schwankungen in der Anzahl bestimmter mit Hilfe der Beobachtungsmethode nachgewiesener Beutetiere im Jahre 1963 (ohne Clupeiden).

	4.—29. 6.	1.—11. 7.	12.—31. 7.
Beobachtungsstunden	77.00	72.25	37.75
Pleuronectiformes	10	42	6
Ammodytidae und Anguillidae	12	33	14
Andere Fische	3	11	2
Portunidae	4	12	2
Crangonidae	8	141	5
Andere Wirbellose	7	8	—
Unbestimmte Beutetiere	22	77	4

Ich hatte den Eindruck, daß Clupeiden vom 1. bis 11. Juli relativ stark in der Seeschwalbennahrung zurückgegangen waren. Wie bereits erwähnt, ließ sich dies jedoch nicht zahlenmäßig festhalten.

Besonders auffällig war die Verteilung bei *Crangon*: Fast alle Nachweise für 1963 stammten aus dem Zeitraum vom 1. bis 11. Juli. Dennoch möchte ich das gehäufte Auftreten der Garnele nicht auf ein vorübergehendes Überangebot dieser Art zurückführen, sondern auf ein zeitweiliges Ausbleiben der Clupeidenschwärme. Hierbei haben die Seeschwalben auf die Garnele als Ersatznahrung zurückgegriffen. Hierfür spricht, daß auch andere Tiere — Plattfische, Sandaale, andere Fische und Strandkrabben — in diesem Zeitraum relativ viel häufiger gefressen wurden als vorher und nachher. Auch die Zahl der unbestimmt gebliebenen Tiere war im angegebenen Zeitraum relativ viel höher. Dies beruht teils auf einem höheren Anteil wirklich unbekannter Exemplare, teils auf der Häufigkeit kleiner Plattfische und Garnelen, die aus der Entfernung oft schwerer zu identifizieren waren als Clupeiden. Die Bevorzugung der Garnele lag wohl daran, daß diese stets viel zahlreicher vorhanden und leichter zu erbeuten ist als die übrigen Tiere und daher auch für die Seeschwalben die geringste Mühe und Umstellung im Beuteerwerb erforderte.

Abbildung 3 gibt Aufschluß über die wöchentliche Garnelenlandung der Fischereigenossenschaft Friedrichsschleuse[1]), deren Fanggebiet sich weitgehend mit dem der Seeschwalben deckt. Der Fang der Krabbenkutter besteht überwiegend

---

[1]) Die Angaben verdanke ich Herrn Gustav Müller, Harlesiel.

aus Futtergarnelen (unter 6 cm Länge), wie sie auch von den Seeschwalben bevorzugt werden.

In der ersten Julidekade war tatsächlich ein Anstieg der Fangerträge gegenüber dem Vormonat zu beobachten. Während jedoch bei den Seeschwalben Garnelen nach dem 11. Juli nur noch sehr selten verfüttert wurden, stieg der Fangertrag der Garnelenfischer weiter stetig bis zum Ende des Monats an. Waren wirklich Bestandsschwankungen der Garnele für die Vögel von größerer Bedeutung, so



Abb. 3: Wöchentliche Anlandung von Speise- und Futtergarnelen bei der Fischereigenossenschaft Friedrichsschleuse im Jahre 1963.

bleibt der Rückgang dieser Tierart in der Nahrung nach dem 11. 7. unerklärlich. Man muß vielmehr annehmen, daß die Seeschwalben nach der kritischen Periode auf die beliebteren und nunmehr wieder zahlreicheren Clupeiden zurückgegriffen und die Garnelen trotz ihres steigenden Angebots vernachlässigt haben.

Die beschriebenen Schwankungen im Anteil wichtiger Fische und Krustazeen traten bei beiden Seeschwalbenarten auf, unabhängig von spezifischen Unterschieden in der Nahrungswahl, wie sie im Kapitel über den Gesamtverbrauch der Arten dargelegt wurden. Dies ist leicht aus den Tabellen 5 und 6 zu ersehen. Daß umgekehrt diese Unterschiede in den einzelnen Jahren unabhängig von den jährlichen Schwankungen auftraten, möchte ich gerade als Beweis dafür werten, daß es sich um echte artspezifische Verschiedenheiten in der Nahrungswahl handelt.

Über Schwankungen in der Nahrung der Seeschwalben von Jahr zu Jahr oder innerhalb kürzerer Zeiträume wird von vielen Beobachtern berichtet, so vor allem von Collinge (1924—27), Manuel (1931), Austin (1932, 1933, 1934, 1938), Marples & Marples (1934), Roberts (1934), Palmer (1938, 1941), Cullen (1956), Belopolskii (1957) und Hawksley (1957). Viele Autoren schließen hieraus indirekt auf Schwankungen im Beutetierbestand.

2. *Vergleich mit den Ergebnissen der Beifanguntersuchungen von Neuharlingersiel*

Seit mehreren Jahren untersucht die Bundesforschungsanstalt für Fischerei, Hamburg, die Art und Anzahl der bei der deutschen Garnelenfischerei mitgefangenen Fische und Wirbellosen. An 12 Küstenorten — darunter das etwa 15 km südwestlich von Wangeroog liegende Neuharlingersiel — werden Proben aus dem Garnelenfang entnommen. Ein- bis dreimal wöchentlich wird eine unausgesuchte Probe von 5 kg aus dem Fang eines Krabbenkutters auf Artenzusammensetzung sowie Länge und Gewicht der Tiere untersucht. Die Fangplätze wechseln, doch umfaßt das Gebiet im wesentlichen das Wattenmeer zwischen der Küste bei Neuharlingersiel und den vorgelagerten Inseln und erstreckt sich nach Osten bzw. Westen bis etwa halbwegs Spiekeroog bzw. Langeoog. Das Hauptfanggebiet der Wangerooger Seeschwalben (Abb. 4) wird allerdings nicht oder nur selten berührt.

Mit freundlicher Genehmigung der Bundesforschungsanstalt konnte ich die Ergebnisse dieser Beifanguntersuchungen mit meinen Befunden an Seeschwalben vergleichen. Hierzu wurde die Gesamtzahl der Clupeiden bzw. Strandkrabben aus allen 5-kg-Proben im Zeitraum vom 20. 4. bis 31. 7. der einzelnen Jahre hinzugezogen (Tabelle 10).

Tabelle 10 Anzahl der im Beifang der Fischer von Neuharlingersiel im Zeitraum vom 20. 4. bis 31. 7. mitgefangenen Clupeiden und Strandkrabben.

Jahr	Anzahl der 5-kg-Proben	Anzahl der Clupeiden	Anzahl der Clupeiden je Probe	Anzahl der Strandkrabben	Anzahl der Strandkrabben je Probe
1962	47	136	2,9	324	6,9
1963	54	389	7,2	283	5,2
1964	55	368	6,7	181	3,3

Ein Vergleich mit den Beobachtungen an Seeschwalben zeigt keine deutliche Übereinstimmung. Zwar war im Jahre 1963 die Anzahl mitgefangener Clupeiden im Beifang bedeutend höher als im Vorjahre, während demgegenüber die Anzahl der Strandkrabben geringer geworden war, jedoch lag der Clupeidenanteil auch im Jahre 1964 nur wenig unter dem des Vorjahres, die Anzahl der Strandkrabben aber war weiter gesunken. Die Seeschwalbenbeobachtungen hingegen zeigten im Jahre 1964 einen sehr starken Rückgang der Clupeiden und ein noch deutlicheres Hervortreten der Strandkrabbe.

Welches sind nun die Ursachen für diese Unterschiede?

Beifangfische sind in der Regel größer als die von Seeschwalben bevorzugten Fische. Vergleicht man Beifangclupeiden aus dem Zeitraum vom 20. 4. bis 31. 7. 1963 mit solchen, die ich in demselben Zeitraum von See-

schwalben absammelte, so erhält man folgende Verteilung auf die Größenklassen (auf 0,5 cm abgerundet):

Tabelle 11

Größenklasse in cm	Beifang/Neuharlingersiel	Seeschwalben/Wangeroog
4— 5,5	—	5
6— 7,5	25	28
8— 9,5	91	9
10—11,5	67	2
12—13,5	177	1
14—15,5	23	—
Summe	383	45

Bei anderen Fischen (Sandaalen und vor allem Plattfischen) sind die Unterschiede ähnlich.

Strandkrabben werden in Neuharlingersiel nur gewogen. Die 181 im Zeitraum vom 20. 4. bis 31. 7. 1964 mitgefangenen Exemplare wogen im Durchschnitt fast 5,5 g, 27 Strandkrabben von Seeschwalben, überwiegend aus demselben Zeitraum, wogen im Mittel nur knapp 3 g.

Die Schwimmkrabbe (*Portunus holsatus* Fabricius) wird von den Fischern Neuharlingersiels meist in gleicher Anzahl oder noch häufiger gefangen als die Strandkrabbe. Von den Seeschwalben wird die Schwimmkrabbe — falls überhaupt — nur sehr selten erbeutet.

In der Zeit vom 20. 4. bis 31. 7. der drei Beobachtungsjahre wies ich 45 Sprotten als Beutetiere von Seeschwalben nach. Auffälligerweise war diese Art aber in den 156 5-kg-Proben, die in recht regelmäßigen Abständen über denselben Zeitraum verteilt entnommen wurden, nur mit 27 Exemplaren vertreten. In dieser Zeit wurden aber im Beifang 866 *Clupea* nachgewiesen. Das Verhältnis von *Clupea* zu *Sprattus* lag also bei etwa 32 : 1, bei den Seeschwalben aber offenbar bei 1 : 1 (siehe S. 24)! Während das von Seeschwalben erhaltene Material überwiegend aus den Monaten Juni und Juli stammte, wurden nur 6 der 27 Beifangsprotten innerhalb dieses Zeitraumes gefangen.

Die gefundenen Unterschiede sind zum Teil darauf zurückzuführen, daß die Garnelenfischer mit ihren Netzen einige Meter tief unter der Meeresoberfläche fangen und daher die Tierwelt der obersten Wasserschichten kaum erfassen. Allein diesen obersten Schichten aber können die Seeschwalben ihre Nahrung entnehmen (siehe S. 61 ff.).

Schäfer (1955) stellte bei Aquariumsversuchen fest, daß Jungheringe im Schwarm in den oberen Wasserschichten ziehen, und zwar um so näher der Oberfläche, je kleiner sie sind. Die Jugendformen von *Carcinus maenas, Pleuronectes platessa* und *Crangon crangon* halten sich nach Linke (1939)

je nach Wasserstand in den Prielen und Tümpeln des Wattenmeeres oder auf seiner Fläche auf, wobei in der Regel eine Größenzunahme der Tiere mit zunehmender Wassertiefe zu beobachten ist. Garnelenfischer wissen, daß sie in den flachen Baljen und Prielen des Wattenmeeres sehr viel kleinere Garnelen fangen als in den tieferen Rinnen oder in einem Seegatt zwischen den Inseln. Nach Müllegger (1950) lebt die Schwimmkrabbe — im Gegensatz zur Strandkrabbe, die auch auf dem Watt vorkommt — immer in größeren Tiefen außerhalb der Gezeitenzone.

Das Garnelenfangnetz ist also für viele Meeresorganismen kein optimales Fanggerät. Bestandsschwankungen der behandelten Beutetiere kann man auf diese Weise nicht genau ermitteln.

So werden möglicherweise die jungen Clupeiden oder jungen Strandkrabben, die sich vorwiegend oberflächennah oder im oberen Gezeitenbereich des Wattenmeeres aufhalten, hierbei nicht erfaßt. Ebenso mögen gewisse Jugendstadien der Sprotte noch näher unter der Wasseroberfläche ziehen als die des Herings und daher den Seeschwalben häufiger zur Beute fallen.

Vielleicht beruhen die Unterschiede zwischen den Befunden von Neuharlingersiel und Wangeroog zum Teil auch auf der Entfernung zwischen beiden Untersuchungsgebieten. Jungfischschwärme von Clupeiden zeigen je nach Größe und damit Alter eine sehr unterschiedliche zeitliche und räumliche Verteilung im Gebiet der Nordsee, insbesondere der Deutschen Bucht (Bückmann, 1950; Bückmann & Hempel, 1953, 1957). Hinzu treten die verwickelten und ständig wechselnden hydrographischen und hydrologischen Verhältnisse im küstennahen Wattenmeer und den vorgelagerten Sänden und Riffen.

Seeschwalben treffen zudem nicht nur eine „passive" Auswahl unter den Nahrungstieren, worunter ihre Bindung an die Lebewelt der obersten Wasserschichten zu verstehen ist, sondern auch eine mehr „aktive": Sie verlagern ihre Fangplätze je nach Wasserstand und Wetter. An Stellen sehr reichlichen Angebots bestimmter Meerestiere fischen sie oft nur kurze Zeit, bis die Fangmöglichkeiten dort ungünstig geworden oder erschöpft sind. Solche Gegebenheiten können daher zeitlich und örtlich außerordentlich stark wechseln. Sie erschweren ebenfalls eine Charakterisierung des tatsächlich für die Seeschwalben ausschlaggebenden Beutetierbestandes.

Wirklich vergleichbares Material zum Bestand gewisser Beutetierarten im Nahrungsraum der Seeschwalben ist — falls überhaupt — nur unter folgenden Bedingungen zu erhalten:

1. Fänge nur unmittelbar aus dem Nahrungsbiotop der Vögel, und zwar nur an eng begrenzten Stellen, an denen Seeschwalben erfahrungsgemäß häufig und in größerer Zahl fischen.

2. Zahlreiche, in regelmäßigen Abständen wiederholte Fänge an möglichst verschiedenen Stellen innerhalb des Nahrungsbiotops unter besonderer Berücksichtigung von Punkt 1.

3. Fänge nur aus den obersten 30—50 cm unter der Wasseroberfläche.

B. Der Nahrungserwerb

I. Lage der Fangplätze und Aktionsradius

1. *Die Lage der Fangplätze*

Beide Seeschwalbenarten fischten entweder gesellig in mehr oder weniger dichten Schwärmen oder zu wenigen bzw. einzeln. Die Schwarmbildung entsteht schnell durch instinktive Reaktionen (wahrscheinlich Schlüsselreiz) aus besonders lebhaft herabstürzenden Einzeltieren.

Abbildung 4 zeigt die Lage von 163 Schwärmen von jeweils mindestens 20 Vögeln beider Arten, die auf relativ engem Raum beisammen fischten. Die Ortsbestimmung der Schwärme war nur mit Hilfe eines Kompasses und der Seezeichen möglich, die der Übersichtlichkeit halber auf der Karte nicht eingetragen sind. Die Schwärme befanden sich jeweils mit Sicherheit oder großer Wahrscheinlichkeit in den von den Ellipsen oder Kreisen eingeschlossenen Räumen. Deren Größe auf der Karte gibt also nur über die Genauigkeit der Ortsbestimmung Aufschluß. Diese hing von meinem jeweiligen Standort und meiner Orientierungsmöglichkeit ab.

Die Karte zeigt eine Konzentration der Seeschwalben auf den Raum westlich, südlich und östlich der Brutplätze. Innerhalb eines Kreises mit einem Mittelpunkt im Seevogelschutzgebiet (westliche Südlache, Abb. 25) und einem Halbmesser von drei Kilometer überwiegen die Fangplätze in der südlichen Kreishälfte.

Die Karte zeigt aber zunächst nur, wo die Bildung von Schwärmen mit mindestens 20 Vögeln beobachtet wurde. Diese untere Grenze von 20 ist natürlich willkürlich gewählt. Sehr häufig wurde diese Mindestanzahl nicht erreicht. Der Fang in Gemeinschaft mit vielen anderen Seeschwalben ist aber nicht die ausschließliche, vielleicht nicht einmal die häufigste Form des Nahrungserwerbs. Wahrscheinlich überwiegt sogar die Nahrungssuche einzelner Tiere, während beim Fischen im größeren Schwarm eher besonders günstige Gelegenheiten ausgenutzt werden. Außer an den in Abbildung 4 eingezeichneten Stellen suchten die einzelnen Seeschwalben auch an vielen anderen Örtlichkeiten nach Nahrung. Fangplatz war danach auch das Watt südöstlich und östlich der Brutplätze. Ähnliches galt für das Seegatt zwischen den beiden Inseln Wangeroog und Spiekeroog, die Harle, südlich der Buhne H. Fangplätze besonderer Art waren Priele und Tümpel

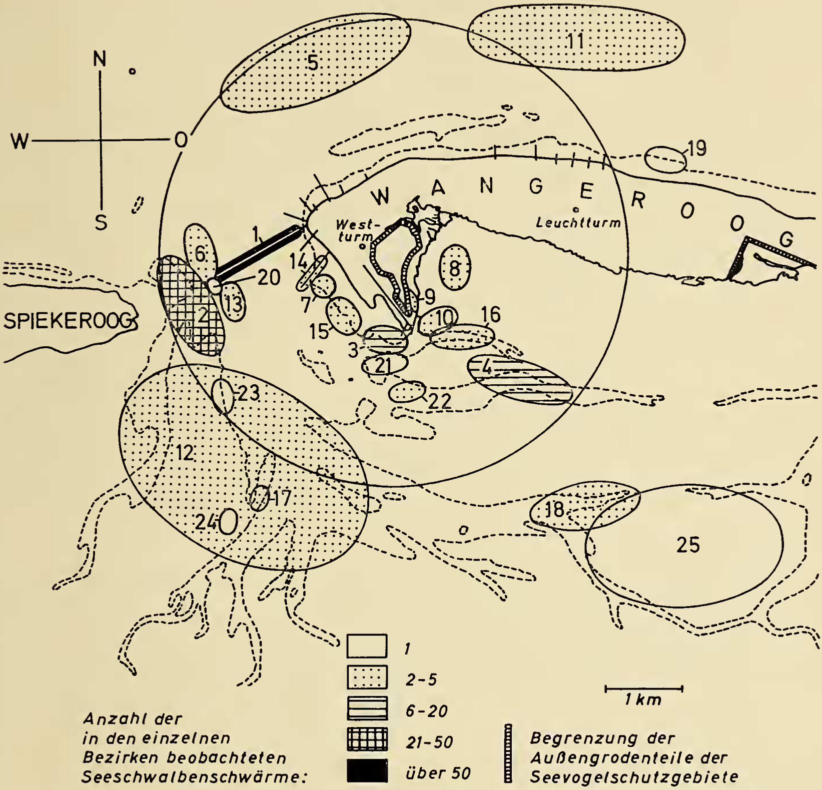


Abb. 4: Die Lage von 163 Ansammlungen fischender Seeschwalben mit jeweils mindestens 20 Vögeln. Näheres im Text.
Linie des mittleren Springhochwassers.
Linie des mittleren Springniedrigwassers.
Umrisse nach Seekarte Nr. 2, Ausgabe 1962: „Mündungen der Jade und Weser" mit Genehmigung des Deutschen Hydrographischen Instituts, Hamburg.

auf der Insel selbst (relativ selten) und — bei Sturmfluten — die überschwemmten Brutplätze.

Ganztägige Zählungen am 11. 6. 1963 und am 21. 5. 1964 sollten Aufschluß darüber geben, an welchen Stellen die Grenzen der Brutkolonie in beiden Richtungen am häufigsten überflogen wurden.

Ich wählte vier Strecken aus, die von fast allen Vögeln, die die Kolonie verlassen oder anfliegen wollten, passiert werden mußten (Abb. 5). Beginnend mit der Strecke AB, stellte ich nun das Fernglas vom Punkte A aus fest auf einen bestimmten Punkt in Richtung B ein. Dabei mußten fast alle Vögel, die die betreffende Strecke überflogen, auch das Gesichtsfeld des Fernglases durchkreuzen. Hierbei zählte ich zunächst bei Strecke AB die Anzahl der Seeschwalben, die während fünf Minuten das Gesichtsfeld durchflogen. Nach Beendigung dieser Zählung und zehn Minuten Unterbrechung geschah dasselbe bei Strecke AD, nach fünf Minuten Zählung und weiteren zehn Minuten Pause bei CB und schließ-

lich bei CD, um nach genau einer Stunde wieder bei AB zu beginnen. An jeder Strecke wurde also ganztägig in stündlichem Abstand gezählt. Ein Tag erbrachte 17 (in einem Falle 18) Werte je Strecke, beide Tage also das doppelte.

Berechnet man hieraus die mittlere Anzahl der Vögel, die in fünf Minuten das Gesichtsfeld des Fernglases durchkreuzten, so erhält man für AB 78, für AD 111, für CB 38 und für CD 72 (Abb. 5). Die meisten Vögel flogen also nach Südwesten bzw. kamen von dort zur Brutkolonie zurück. Ihre Anzahl verhielt sich zu der der Seeschwalben, die die Nordwestrichtung bevorzugten, wie 3 : 2. Dies galt auch für die Vögel, die den Ostsüdosten wählten; ihre Zahl war nur wenig geringer.

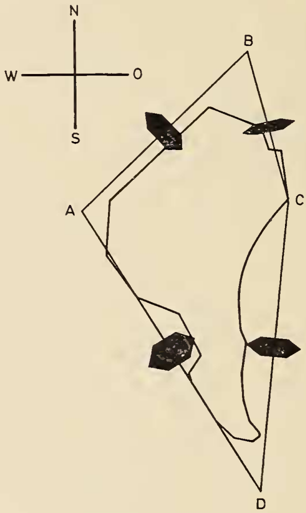


Abb. 5: Die relative Anzahl der Seeschwalben, die bestimmte Strecken überflogen. Die innere Begrenzung umfaßt das Seevogelschutzgebiet Wangeroog-West. Näheres im Text.

Die Ostnordostrichtung wurde dagegen entschieden am wenigsten gewählt, nämlich nur halb so häufig wie Nordwest und Ostsüdost.

Beim Vergleich der Abbildungen 4 und 5 muß man berücksichtigen, daß die Flugrichtung der registrierten Vögel nur zum Teil senkrecht zu den einzelnen Strecken verlief, häufig dagegen in spitzem Winkel. Zur Ergänzung führte ich daher weitere Beobachtungen und Zählungen durch, die die Anzahl und Flugrichtung überhinfliegender Vögel am Strand und an- und abfliegender in der Kolonie betrafen. Dabei ergab sich folgendes: Nur sehr selten flogen Seeschwalben nach Nordosten oder kehrten von dort wieder zurück. Die Zahl solcher Vögel, die die Insel über den Nordstrand verließen bzw. anflogen, war ebenfalls gering. Etwas zahlreicher wurde

der Nordweststrand überquert. Am häufigsten ermittelte ich den Westen, Südwesten und Südosten als Herkunftsort und Ziel an- und abfliegender Vögel. Für Süden und Osten war die Anzahl etwas geringer.

Bei den Seeschwalben, die die Insel über den Nord- und Nordweststrand verließen oder anflogen, handelte es sich fast nur um F.; sie waren mindestens dreimal so häufig wie die K. Die Fangplätze im Westen und Südwesten wurden von beiden Arten etwa gleich häufig aufgesucht. Dies galt besonders für den Fang an Buhne H. Der Südosten und vor allem der Osten wurde hingegen von der K. deutlich bevorzugt, wie ich auf zahlreichen Kontrollgängen im Watt feststellen konnte.

Auffällig war das Überwiegen der K. im Watt östlich und südöstlich der Brutplätze vor allem im Jahre 1964. Während mehrerer Wattexkursionen zur Brutzeit konnte ich beobachten, daß etwa 4/5 der Seeschwalben, die sich hier (östlich bis in Höhe des Leuchtturms) aufhielten, K. waren.

2. *Der Aktionsradius*

Der am weitesten entfernte Seeschwalbenschwarm, an dem wahrscheinlich noch Brutvögel von Wangeroog-West beteiligt waren, lag etwa sechs Kilometer (Luftlinie) vom Brutplatz entfernt. Andererseits registrierte ich 150 = 92 %) der 163 Schwärme im Umkreis von drei Kilometer um das Seevogelschutzgebiet (Abb. 4).

Der Abbildung 4 liegen, außer Beobachtungen von der Insel aus, auch solche von zwei Kutterfahrten nach Oldeoog, je einer nach Spiekeroog (Westanleger) bzw. nach Helgoland, mehreren zum Festland und zurück und verschiedenen Fangfahrten der Krabbenkutter im Harlegebiet zugrunde.

Auf der Rückfahrt von Helgoland sah ich einzelne Seeschwalben (Art?) bereits einige hundert Meter südlich vom Feuerschiff „Weser", etwa acht Kilometer vom Brutplatz Wangeroog-West entfernt. Die Fahrten nach Harlesiel und zurück ergaben einen allmählichen Abfall bzw. Anstieg der Seeschwalbenzahlen zum Festland bzw. nach Wangeroog hin. Die weiteste Entfernung einer farbmarkierten F. war der Hafen von Harlesiel (rund neun Kilometer vom Brutplatz; Abb. 6).

Auf einer Wattexkursion um Niedrigwasser am 21. 6. 1964 vom Seevogelschutzgebiet Wangeroog-West zum Ostanleger traf ich zunächst fast nur K. auf Nahrungssuche an. In zwei bis drei Kilometer Entfernung vom Brutplatz wurde die Zahl der K. immer kleiner, die der F. jedoch größer. In Höhe des Ostschutzgebietes und weiter östlich traf ich fast nur noch F. an, die aber weniger intensiv als die andere Art das Watt absuchten; vielfach flogen sie nur in Nord-Süd-Richtung überhin. Diese Feststellungen sind leicht zu erklären: Die anfänglich beobachteten K. waren solche von Wangeroog-West. Ihre Zahl nahm nach Osten zu erheblich ab, die der F. jedoch immer mehr zu. Bei diesen handelte es sich aber um Vögel der Kolonie Wangeroog-Ost, die 1964 etwa 500 Paare der F. und 30 der K. umfaßte.

Inwieweit waren nun an den Fängen in den Gebieten, die in Abbildung 4 eingezeichnet sind, auch Angehörige der Kolonien von Wangeroog-Ost oder gar Oldeoog beteiligt? Die Spiekerooger Brutvögel fallen wegen ihrer geringen Anzahl nicht ins Gewicht. Bei den östlich gelegenen Schwärmen in Abbildung 4 mag eine solche Beteiligung sogar sehr hoch oder gar einseitig gewesen sein. Die erwähnten Beobachtungen im Watt sprechen aber dafür, daß die F. von Wangeroog-Ost nach Westen zu ungern bis jenseits des Leuchtturmes vordrangen. Diese Vögel (und vielleicht auch die Oldeooger) schienen ihr Hauptfanggebiet im Seegatt und den hiermit verbundenen Prielsystemen zwischen Wangeroog und Oldeoog zu haben.

Ich möchte annehmen, daß beide Arten ihren Aktionsradius nicht über zehn Kilometer Entfernung vom Brutplatz ausdehnen.

Von zehn Wiederbeobachtungen farbmarkierter K. lagen alle im Umkreis von zwei Kilometer um die westliche Südlache, den angenommenen Mittelpunkt des Seevogelschutzgebietes, von zehn Beobachtungen der F. jedoch nur drei (Abb.6). Die K. dürfte daher einen etwas kleineren Aktionsradius haben als die F. Dies muß man auch aus der Tatsache folgern, daß die K. einen wesentlich höheren Nahrungsverbrauch hat als die F. (siehe S. 81 f.). Daher muß sie — gleiche Flugleistung vorausgesetzt — näher gelegene Fangplätze aufsuchen.

Die Literaturangaben zum Aktionsradius der F. weichen von den Wangerooger Befunden nicht wesentlich ab. Die Angaben für die K. sind aber sehr spärlich und geben kein sicheres Vergleichsmaterial.

II. Die hydrographischen und biologischen Voraussetzungen für den Nahrungserwerb

1. *Die hydrographischen Voraussetzungen*

Nach den Ausführungen über die Lage der Fangplätze ist das eigentliche Wattenmeer, d. h. das Gebiet zwischen den Inseln und südlich von ihnen, für die Seeschwalben bevorzugter Nahrungsraum, im Gegensatz zu der der offenen Nordsee zugewandten Küstenzone. Die Ursachen liegen zum Teil in einem unterschiedlichen Nahrungsreichtum. Mindestens ebenso bedeutend sind aber die hydrographischen Besonderheiten des Gebietes, die es den Seeschwalben nur hier gestatten, den Bestand an Meerestieren auch erfolgreich auszunutzen.

Betrachten wir wieder Abbildung 4. Fast alle Seeschwalbenschwärme befinden sich dort, wo sich das strömende Wasser am stärksten mit dem Untergrund auseinandersetzen muß. Sie liegen daher im allgemeinen weder über dem Teil des Wattenmeeres, der auch bei Niedrigwasser bedeckt

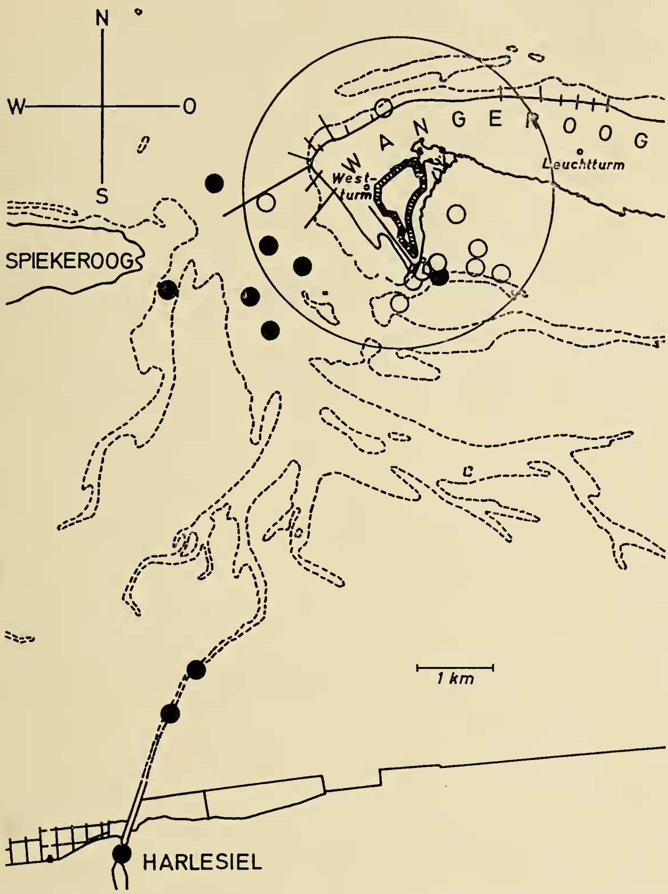


Abb. 6: Wiederbeobachtungen von zehn farbmarkierten F. (ausgefüllte Kreise) und zehn farbmarkierten K. (leere Kreise) in den Monaten Juni und Juli 1964. Näheres im Text. Umrisse wie bei Abbildung 4.

bleibt, noch auf der freien Wattfläche, sondern an den Stellen, an denen das Wasser über Sandbänke und Buhnen oder durch Priele strömen muß. Hierbei entstehen Engpässe, in denen die ursprünglich auf große Wassermassen verteilten oder in vereinzelten und zerstreuten Trupps zusammengeschlossenen Nahrungstiere nun in kurzer Zeit auf engem Raum vorbeiströmen. Solche Engpässe machen zumeist größere Ansammlungen von Seeschwalben erst möglich und lohnend. Ebenso kann man beim Ablassen eines Teiches die meisten Fische in der Nähe bzw. vor der Ablaßöffnung fangen, die vorher — im Wasser verteilt — nicht erreichbar waren.

In einem gewaltigen und daher sehr auffälligen Ausmaß ist eine solche Wirkung an der B u h n e H zu beobachten (Fangplatz 1, Abbildung 4). Diese Steinbuhne schiebt sich auf etwa 1½ km Länge in die schmalste Stelle der

„Harle", des Seegatts zwischen Wangeroog und Spiekeroog, vor und läßt nur eine Rinne von etwa 500 m Breite zwischen ihrem Ende und dem Ostsand der Nachbarinsel frei. Nach Hartung (1951) strömen bei einer Tide (in rund 6 Std., 25 Min.) fast 140 Millionen m^3 Wasser durch dieses Seegatt hindurch, um sich auf etwa 72 km^2 Wattfläche zu verteilen und bei der folgenden Tide denselben Weg zurück ins offene Meer zu nehmen.

Die Buhne H liegt gleichmäßig 0,5 m über dem mittleren Normalniedrigwasser. Ein großer Teil der Wassermassen muß daher über diese Buhne hinweg, deren Engpaßwirkung außerordentlich stark ist. Wenn bei einem bestimmten Wasserstand die See nicht zu flach und nicht zu hoch über diesen Steindamm hinwegströmt, ist auch der Sog bzw. Druck vom offenen Meere her und damit die Strömungsgeschwindigkeit am größten, so daß die Wassertiere sich ihr schlechter entziehen können.

Betrachten wir die Verhältnisse bei Ebbe genauer: Kurz nach Hochwasser ist der Sog zunächst noch gering, und das Wasser strömt mehr oberflächlich ab. In der Tiefe bleiben auch die kleineren Meerestiere noch weitgehend von der Strömung unberührt. Zu diesem Zeitpunkt steht die See außerdem noch so hoch über der Buhne, daß diejenigen Tiere, die über sie hinwegschwimmen, für die Seeschwalben nicht erreichbar sind. Später greift der Sog auch auf die tieferen Wasserschichten über und zwingt kleinere Meerestiere über die Buhne. Dies geschieht zunächst mehr oder weniger unmerklich, in unmittelbarer Nähe der Buhne jedoch derart, daß sie sich dem Sog nicht mehr entziehen können. Zu diesem Zeitpunkt ist das Wasser bereits so stark abgelaufen, daß die Meerestiere über dem Steindamm an die Wasseroberfläche getrieben werden.

Die Buhne ist oberseits mit grobem Schotter belegt, der das Wasser stark bricht und wohl mit dazu beiträgt, die Tiere an die Oberfläche zu treiben. Dabei werden die Fische wohl herumgeworfen, so daß ihre hellen Flanken und Unterseiten sichtbar werden. Der Schotter trägt sicher auch dazu bei, ihnen für kurze Zeit die Orientierung zu erschweren. Neben der außerordentlich starken Strömung mag dies der Hauptgrund dafür sein, daß viele Tiere noch weiterhin passiv viele Meter weit nahe der Wasseroberfläche treiben, bevor sie sich dem Einfluß der Buhne entziehen können. Die Fangplätze der Seeschwalben entsprechen diesen Gegebenheiten (Abbildungen 7 und 8). Später ist das Wasser schon so stark abgelaufen, daß die Buhne wie ein Damm wirkt und die Hauptmenge des Wassers durch das Tief zwischen ihrem Ende und Spiekeroog abläuft. Damit geht die beschriebene Wirkung verloren.

Für die Verhältnisse bei auflaufendem Wasser gilt Entsprechendes. Die Strömungsrichtung verläuft aber entgegengesetzt und mehr unter Druck- als Sogwirkung von der offenen See her.

Die Buhne H ist der wichtigste Massenfangplatz der Seeschwalben von Wangeroog-West. Häufig fingen hier 500—600 Vögel gleichzeitig. Das auffallende Schauspiel der langen Reihe fischender Seeschwalbenmassen kann man häufig von See her beobachten, z. B. dann, wenn man sich — mit dem Schiff von Helgoland kommend — dem Westanleger Wangeroogs nähert.

Der Fang ist sehr stark gezeitenabhängig. Die Maxima in der Anzahl fischender Seeschwalben traten im allgemeinen genau zwischen Hoch- und Niedrigwasser auf (siehe S. 51 f.).

Eine ähnliche Fangsituation — wenn auch in viel schwächerer Form — scheint bei Buhne V (Fangplatz 14) vorzuliegen.



Abb. 7: Fischende Möwen und Seeschwalben bei ablaufendem Wasser an Buhne H.

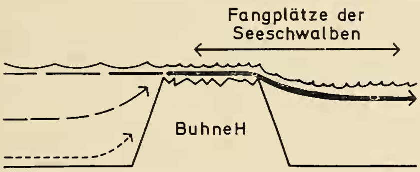


Abb. 8: Schematische Darstellung der Fangsituation an Buhne H in Abbildung 7. Strömungsrichtung und -stärke sind durch Pfeile gekennzeichnet.

Sehr oft fischten die Seeschwalben bei ablaufendem Wasser über allmählich auftauchenden Sandbänken, etwas weniger häufig geschah dies bei auflaufendem Wasser über untertauchenden Sandbänken. Hierbei besteht grundsätzlich kaum ein Unterschied gegenüber der Wirkung der Buhnen.

Fangplätze dieser Art waren vor allem die Spiekeroog-Sande (2), ein umfangreiches System von Sandbänken und Rinnen zwischen Spiekeroog und dem eigentlichen Tief zwischen den Inseln. Sie liegen einerseits im Mündungs- bzw. Einströmbereich einer breiten Balje, der sogenannten Alten Harle, zum anderen, wie die Buhne H, im entsprechenden Bereich des eigentlichen Harlestromes. Dadurch ist ihre Bevorzugung hinreichend geklärt. Den gleichen Gegebenheiten begegnen wir bei den Fangplätzen 3, 15, 17 und 21. Hierbei kommt 3 wohl wegen seiner Lage an der Südwestecke der Insel, um die herum zu gewissen Zeiten eine starke Strömung geführt wird, größere Bedeutung zu.

Leerlaufende Wasserlachen stellten eine weitere von Seeschwalben häufig genutzte Fangmöglichkeit dar. Hierbei bleibt nach einer Überflutung in einer Bodenvertiefung unterschiedlicher Größe Wasser zurück. Der Ausfluß solcher Lachen muß niedrig genug liegen. Die vorhandenen Tiere fühlen sich dann nach einiger Zeit in ihrer Bewegungsfreiheit eingeschränkt und sind bestrebt, die Mulde zu verlassen. Diese Absicht wird durch die Strömungsrichtung unterstützt. Ist das Wasser flach genug, so

ermöglicht es den Seeschwalben außer über diesem Abfluß auch den Fang über der eigentlichen Fläche der Wasserlache. Liegt der Auslauf höher als der Boden der Lache, so bleibt schließlich ein von der Umgebung abgeschnittener Tümpel zurück. Je nach Inhalt und Tiefe kann sich dann für die Seeschwalben noch das Fischen lohnen. Leege (1917), Marples & Marples (1934) und Hildebrandt (zitiert von Niethammer, 1942) geben ebenfalls solche Lachen als Fangplätze an.

Fangsituationen der genannten Art traten bevorzugt in den Stunden um Niedrigwasser auf; sie wurden häufig im Gebiet 2 beobachtet, außerdem bei 3, 7, 15 und 19.

Baljen und Priele sind Rinnen unterschiedlicher Breite und Tiefe, die bei Ebbe die großen Wassermengen der Wattfläche ableiten. Sie ermöglichen den Seeschwalben einen Massenfang, sobald das Wasser nur flach genug ist. Sand- oder Schlickbänke innerhalb oder am Rande der Wasserrinnen können mitwirken.

Diese Fanggelegenheiten waren ebenfalls um Niedrigwasser besonders häufig. Die Bildung von Seeschwalbenschwärmen trat danach in den Gebieten 4, 8, 9 und 16 auf. (Die Priele an den Stellen 8 und 9 sind zu schmal und daher in Abb. 4 nicht eingezeichnet.)

Weniger von Schwärmen, deren Angehörige dann locker verteilt waren, als von Einzeltieren wurde bei auflaufendem Wasser, seltener bei Ebbe, am Flutsaum gefischt. Culemann (1928) hat eine solche Fangsituation von Mellum beschrieben. Die Ursache liegt vermutlich in der Vorliebe kleiner Garnelen für das aufgearbeitete Sediment des Spülsaums (Meyer-Waarden, 1936).

Als Folge solcher Gelegenheiten traten lockere Schwarmbildungen in den Gebieten 10 und teilweise auch 17 auf.

Für die Gebiete 5 und 11 vermute ich eine Wirkung der Wangeroog vorgelagerten Sandriffe. Diese verlaufen in Südwest-Nordost- und West-Ost-Richtung. Ihnen könnte eine ähnliche Bedeutung wie den Sandbänken zukommen, nur eben in viel größerem Ausmaße. Für diese Fälle mag auch eher die Annahme Dircksens (1932) zutreffen, daß Brandungssäume (wie sie die Riffe bei einem gewissen Wasserstand darstellen) die Fische im bewegten Wasser auf Grund prallen lassen, worauf diese halbbetäubt an die Oberfläche taumeln und so eine leichte Beute der (Brand-) Seeschwalben werden.

Dircksen (loc. cit.) beschreibt außerdem, wie F. und K. an Bojen und Baken gegen das Hindernis getriebene und hochgewirbelte Fische fingen. Ähnliches konnte ich nur ein einziges Mal beobachten, und zwar an einer Boje mehrere hundert Meter südsüdöstlich vom Ende der Buhne H im Gebiet 13. Vielleicht hat auch das H-Buhnen-Ende selbst einen solchen Einfluß und erklärt im Zusammenhang mit der mehrfach beschriebenen Engpaßwirkung und der starken Strömung den Fang an den Stellen 6, 20 und — teilweise — 13.

Die größten Schwärme traten, wie bereits erwähnt, an der Buhne H auf. Schwärme mit 200—400 Seeschwalben kamen auch in den Gebieten 2, 4, 5, 6, 7, 11 und 20 zur Beobachtung. Ansammlungen von 100—200 Vögeln sah ich bei 2, 3, 6, 7, 8, 9, 14, 15, 19, 23 und 25 (hiervon bei 2 und 3 am häufigsten). An den anderen Stellen waren die Zahlen niedriger. Vielfach konnte ich auch die Anzahl der fischenden Seeschwalben nicht ermitteln. Immer handelte es sich jedoch um mindestens 20 Exemplare. Im allgemeinen waren also an den am häufigsten besuchten Fangplätzen auch die größten Seeschwalbenansammlungen zu beobachten.

Was über die Voraussetzungen für das Fischen der Seeschwalben im Schwarm gesagt wurde, gilt natürlich auch für die einzelnen Vögel. Vielfach waren die Bedingungen an den genannten Stellen nicht günstig genug und führten damit nicht zur Bildung von größeren Schwärmen. Es ist bezeichnend für die Nahrungssuche der einzelnen Vögel, daß die Konzentration der Beutetiere nirgendwo groß genug ist. Die Vögel müssen daher größere Flächen absuchen, um ihren Nahrungsbedarf zu decken. Dies erfordert einen größeren Energieaufwand als das Fischen im Schwarm. Dies gilt z. B. auch von der Nahrungsaufnahme von der W a t t o b e r f l ä c h e. Als Voraussetzung muß der Wattboden frei oder darf nur wenig mit Wasser bedeckt sein. Der Hauptfang geschah daher in den Stunden um Niedrigwasser.

Über die hydrographischen Voraussetzungen für den Beuteerwerb der Seeschwalben im Wattenmeer liegt nach der Literatur bisher nur wenig vor. Im Mündungsgebiet der Elbe ergeben sich nach Peters (1933) zum Teil ähnliche Fangsituationen. Hierzu zählen Stellen, an denen das auflaufende Wasser über Buhnen und Dämme strömt und „wo an den Grenzen des Hauptfahrwassers Strom und Gegenstrom Kabbelungen und krauses Wasser erzeugen".

2. *Die biologischen Voraussetzungen*

Nach Meyer-Warden & v. Brandt (1957) gehört das Watt zu den produktionsreichsten Gebieten überhaupt. Die Erträge an Fischen, Krebsen und Muscheln sind mit denen eines sehr guten Karpfenteiches vergleichbar. Sie sind wesentlich höher als die der offenen Nordsee.

Die Fruchtbarkeit des Wattenmeeres hat verschiedene Ursachen: Die Nähe der Mündungsgebiete der Flüsse bewirkt eine erhebliche Düngung (Meyer-Waarden & v. Brandt, loc. cit.). Die geringe Tiefe fördert die Erwärmung des Wassers und sorgt trotz der starken Trübung für ausreichende Belichtung. Diese Faktoren sind für die Entwicklung pflanzlicher Einzeller sehr günstig, die die Grundnahrung für die tierische Kleinlebewelt bilden. Diese hat ihrerseits — zum Teil auf dem Umweg über einige weitere Verbraucher — als Grundnahrung derjenigen Tierarten zu gelten, die unseren Seeschwalben zur Nahrung dienen.

Nach Smidts Untersuchungen (1951) im dänischen Wattengebiet ist der größte Reichtum der Mikro- und Makrofauna zu Beginn des Sommers (Juni und Anfang Juli) zu beobachten. Dies trifft sicher auch für die deutschen Wattengebiete zu. Das Massenvorkommen zu Beginn des Sommers ist von der zunehmenden Erwärmung des Watts und der damit zusammenhängenden steigenden Produktivität abhängig.

Danach ist es nicht verwunderlich, daß viele Tiere des Nordseenektons ausgeprägte Wanderungen durchführen, vor allem, um die reiche Nahrungsproduktion des Wattenmeeres auszunutzen. Sie bestehen in erster Linie in einer Einwanderung in diese Gebiete im Frühjahr und einem herbstlichen Rückzug in tiefere Gewässer der offenen Nordsee. Da vor allem für die Entwicklung der Jungfische ein ausreichendes Nahrungsangebot von größter Wichtigkeit ist, stellt das Wattenmeer und der ihm vorgelagerte Küstenstreifen einen Sammelplatz für die Jungen vieler Nordseefische dar.

Ausgeprägte Wanderungen in Richtung auf die Küste zeigen z. B. die Jungfische der Clupeiden, insbesondere der Heringe. Nach dem Schlüpfen wandern die Larven von den Laichgebieten in der mittleren und südwestlichen Nordsee zum großen Teil an die Küsten der Deutschen Bucht (Bückmann, 1950). Die letzten verschwinden im April und Mai aus der offenen See. Die bereits metamorphosierten Heringe verhalten sich nicht so einheitlich. Wie die Größenzusammensetzung gefangener junger Heringe zeigt, wandern jedoch fast nur einjährige (die sogenannten Spitzen), vermischt mit zweijährigen Jungfischen, ins Wattengebiet ein. Die Durchschnittslänge der im Beifang der deutschen Garnelenfischerei mitgefangenen „Spitzen" liegt in den Monaten Juni und Juli bei 6—8 cm; vorher ist sie geringer, nachher größer[1]). Einzelne Untersuchungsorte ergeben in manchen Jahren vom Gesamten abweichende Werte, wie die Befunde von Neuharlingersiel gezeigt haben (Tabelle 11, S. 36).

Bei Sprotten überwiegen ebenfalls die jüngeren Tiere unter den ins Watt einwandernden Fischen.

Bemerkenswert ist das Verhalten der Scholle. Nach Heincke & Henking (1907) kommt die jüngste, am Boden lebende Brut der Schollen nur in unmittelbarer Landnähe vor. Von hier aus sollen die Jungfische, je größer und älter sie werden, immer weiter in die offene See und in immer tieferes Wasser einwandern. Dabei soll das flachste Küstengebiet von 0—10 m Tiefe außer der jüngsten Brut nur äußerst wenige größere Schollen beherbergen. Nach Bückmann (1934) erscheinen die ganz kleinen Schollen Anfang Mai im Wattengebiet. Die Tidenregion soll im Laufe des Sommers nie ganz verlassen werden. Jedoch ziehen sich die kleinen Schollen (die am Ende des ersten Lebensjahres 6—6,5 cm lang sein sollen) im Herbst in tiefere Gebiete, zum Teil in der offenen See, zurück. Im nächsten Frühjahr erscheinen diese Tiere teilweise wieder im Watt, um dieses im Sommer des zweiten Lebensjahres meist endgültig zu verlassen.

Im Beifang der deutschen Garnelenfischerei sind die Jahresmaxima in der Anzahl mitgefangener Schollen im Juli und im Oktober anzutreffen. Die Längenmaxima der gefangenen Tiere liegen im Juni und Juli bei 4-5 cm. Vorher und nachher sind sie höher.

Verschiedene andere Fischarten suchen ebenfalls im Sommer küstennahe Gewässer bzw. das Wattenmeer auf, um sich im Winter wieder in tiefere Wasserschichten zurückzuziehen. Dies trifft z. B. für die Seezunge (Sahrhage, 1963), den Stint — der im Frühjahr auch stromauf in die Flüsse eindringt — und den Steinpicker zu (Steche, 1914).

Ausgeprägte Wanderungen finden wir auch bei der stark temperaturabhängigen Garnele. Bei Erwärmung des Wassers dringen die Garnelen im Sommer schubweise in größeren Mengen ins Wattengebiet ein; im Winter wandern sie ebenfalls in tiefere Wasserschichten ab (Tiews, 1954).

Nach Linke (1939) sollen die „Flutgäste" unter den Krebstieren und Fischen das Watt seiner reichen Bodentierwelt wegen nur bei Flut zur Nahrungs-

---

[1]) Diese und entsprechende Angaben für die Scholle sind Mittelwerte aus den Jahren 1954—1960. Sie sind Unterlagen des Instituts für Küsten- und Binnenfischerei der Bundesforschungsanstalt für Fischerei, Hamburg, entnommen.

aufnahme aufsuchen. Hierzu zählen u. a. *Crangon crangon, Carcinus maenas, Pleuronectes platessa, Solea solea, Ammodytes tobianus und Agonus cataphractus.* Die größeren Exemplare dieser Arten sollen jeweils mit dem Ebbstrom wieder ins tiefere Wasser zurückwandern, während die kleineren vornehmlich in den flacheren Prielen und Lachen, zum Teil sogar auf dem trockenfallenden Wattenboden zurückbleiben. In den Wintermonaten sollen diese „Flutgäste" das Watt meiden.

Zusammenfassend kann man sagen, daß das Wattenmeer infolge seines Nahrungsreichtums ein sehr günstiger Lebensraum für Seeschwalben ist. Seine hohe Produktivität ist wohl die Hauptursache für den Reichtum an Krustazeen und Jungfischen. Deren massiertes Auftreten — meist auch in einer für die Seeschwalben passenden Größe — fällt überwiegend mit der Brutzeit der Vögel zusammen. (Siehe hierzu auch Rittinghaus, 1966.)

In dieser allgemeinen Form treffen die Angaben sicher auch für das Gebiet von Wangeroog zu, wenn auch die Ausführungen auf S. 31 ff. gezeigt haben, daß starke Schwankungen im Bestand bestimmter Meerestiere je nach Ort und Zeit auftreten und die Nahrungswahl der Seeschwalben beeinflussen können.

Die biologischen Grundlagen für den Nahrungserwerb der K., besonders an gewissen nordischen Brutplätzen, werden von einigen Autoren näher beschrieben.

Die ausführlichsten Angaben macht Salomonsen (1955) für die Küsten der Färöer, wo sich Oberflächenwasser des Meeres mit nährsalzreichem Tiefenwasser mischen soll. Sobald die Lichtintensität im Frühjahr groß genug ist, setzt eine starke Phytoplanktonentwicklung ein, von der die Entwicklung der Tierwelt abhängig ist. Die Produktion pflanzlichen Planktons beginnt im Mai und dauert bis August/September.

Es ergeben sich Parallelen zu der entsprechenden Situation im Wattenmeer. Hier werden die Nährsalze allerdings weniger durch Vertikalbewegungen vom Meeresboden nach oben gebracht, sondern es sind die mitgeführten Salze der Flüsse, deren Durchmischung in dem ohnehin flachen Wasser hauptsächlich durch gezeitenabhängige Horizontalströmungen erfolgt. Hier wie dort fällt die Brutzeit der Vögel mit dem Zeitraum der größten Produktivität des Nahrungsraumes zusammen.

III. Der Einfluß der Gezeiten und der Tageszeit auf den Nahrungserwerb

1. *Der Einfluß der Gezeiten*

a) Die Anzahl der fischenden Vögel

Während manche Fangsituationen, vor allem solche, bei denen das Wasser über Buhnen oder Sandbänke strömt, bei höheren und mittleren Wasserständen auftreten, fällt der optimale Zeitraum für den Fang in die Stunden um Niedrigwasser. Lachen und Priele, in denen sich die Beutetiere zusammendrängen, und auch der freie Wattboden bieten offenbar die besten Möglichkeiten zur Nahrungssuche.

Im Gegensatz hierzu ist der Zeitraum um Hochwasser sehr ungünstig. Die See steht so hoch, daß sich das Relief des Wattenmeeres mit seinen Flächen, Bänken und Rinnen nicht derart auf die Wasserbewegung auswirken kann, daß genügend Beutetiere nahe an die Oberfläche kommen. Außerdem ist jetzt die Anzahl der Meerestiere je Raumeinheit des Wassers sehr viel geringer als um Niedrigwasser.

Es war zu erwarten, daß sich diese Gegebenheiten auf die Anzahl fischender Vögel auf See auswirken mußten. Solche gezeitenabhängigen Verschiebungen in der Anzahl der Seeschwalben, die der Nahrungssuche nachgingen, konnte ich während mehrerer Fahrten mit Krabbenkuttern und von einem kleineren Motorboot aus beobachten (siehe S. 41).

Auf allen Fahrten wirkte die See um Hochwasser meist verlassen und „tot", was auch bei einer Beobachtung von der Insel aus auffiel. Ich traf nur vereinzelt Seeschwalben an, die aber keine auffallende Aktivität in der Nahrungssuche zeigten. Mit ablaufendem Wasser nahm die Anzahl der Vögel, die ich auf See beobachten konnte, zu. Dies galt sowohl für Einzelvögel als auch für Schwärme. Der Aktivitätsunterschied war besonders deutlich, wenn man die See vom selben Standort aus einmal um Hochwasser und dann wieder um Niedrigwasser überblickte.

Über die Gezeitenabhängigkeit bestimmter Fangplätze wurde schon in allgemeinerer Form gesprochen. Gewisse Fanggelegenheiten traten nur selten und bei ungewöhnlichen Wasserständen auf, andere von Zeit zu Zeit bei Ebbe oder Flut, wieder andere fast regelmäßig und periodisch bei jeder Tide.

Die Fangsituation an Buhne H zeigte eine besonders klar ausgeprägte Gezeitenbeziehung. Ich führte hier zahlreiche Zählungen fischender Seeschwalben durch, die umfangreichsten zwischen dem 29. 4. und 8. 5. 1964. Hierbei zählte ich am 5. und am 8. Mai ganztägig in stündlichem Abstand. Abbildung 9 zeigt das Ergebnis dieser ganztägigen Zählungen und von den übrigen die, bei denen ein Maximum festgestellt werden konnte. Ein solches mußte durch jeweils mindestens einen niedrigeren Wert vorher und nachher gekennzeichnet sein.

Vergleicht man die beiden ganztägigen Zählungen vom 5. und 8. Mai miteinander (Abbildung 9), so ergibt sich folgendes: Am 5. Mai waren die Maxima fischender Vögel sehr viel kleiner als am 8. Mai. An diesem Tag blieb dagegen ein Maximum bei ablaufendem Wasser, das in den Mittagsstunden zu erwarten gewesen wäre, völlig aus. Witterung und Wasserstände waren an diesen Tagen ohne Extreme. Die Ursache lag also wohl beim Verhalten der Beutetiere, die am 5. Mai in geringer Anzahl durch die Harle ins Watt eindrangen, bei ablaufendem Wasser aber offenbar das Wattenmeer auf demselben Wege wieder verließen. Der 8. Mai brachte demgegenüber eine sehr viel umfangreichere Einwanderung von Meerestieren — überwiegend Garnelen und Plattfischen —, die anscheinend auch im Wattenmeer verblieben. Daher fiel der Fang bei Ebbe aus.

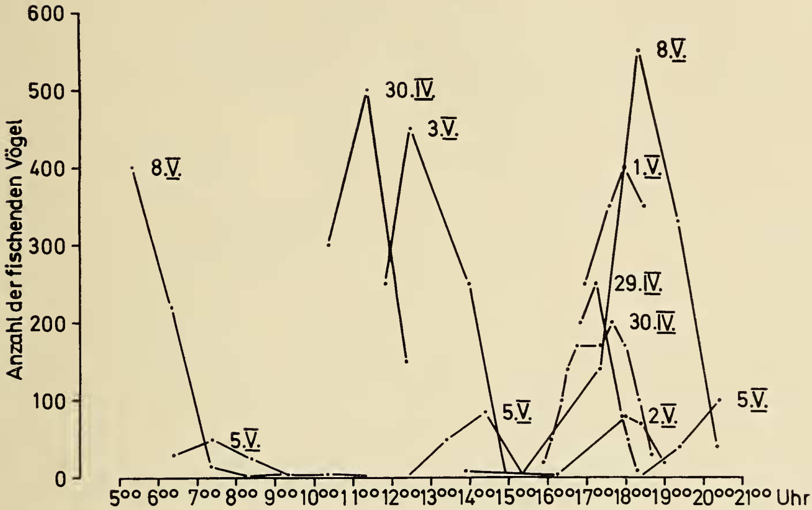


Abb. 9: Ergebnis der Zählungen an Buhne H im Zeitraum vom 29. 4. bis 8. 5. 1964.

Ähnlich auffällige und plötzliche Veränderungen von einer Tide zur anderen traten auch an anderen Fangplätzen, z. B. bei Wasserlachen auf. Dabei änderten sich häufig Anzahl und Größe der beobachteten Beutetiere, oder es kamen verschiedene Arten vor.

Abb. 10 zeigt das typische Ergebnis vom 5. Mai in Abhängigkeit vom Gezeitenverlauf: Das Maximum fischender Vögel trat jeweils bei halber Tide, also ziemlich genau zwischen Hoch- und Niedrigwasser auf. Um diese Zeit war an der Buhne die auf S. 44 beschriebene günstigste Fangsituation erreicht. Um Hoch- und Niedrigwasser selbst wurde nicht gefischt.

Noch deutlicher wird nun diese Gezeitenabhängigkeit aus Abbildung 11. Hier ist die Lage aller Maxima vom 29. 4. bis 8. 5. 1964 in ihrer Abhängigkeit von den Wasserständen eingezeichnet. Der Schnittpunkt der Mittellinie

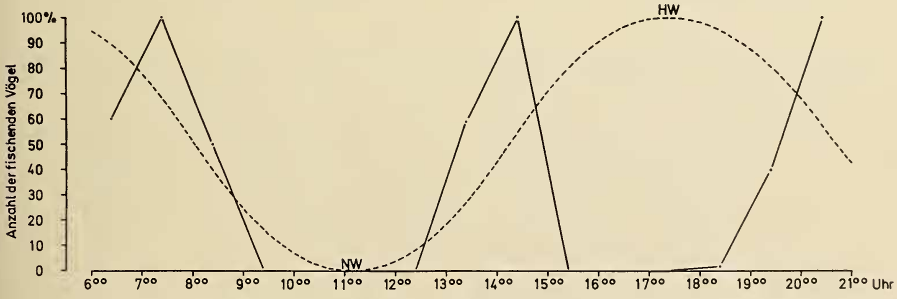


Abb. 10: Zählungen vom 5. 5. 1964 an Buhne H in Abhängigkeit vom Wasserstand. 100 % = Wert des jeweiligen Maximums. Der Gezeitenverlauf ist vereinfacht als Sinuskurve dargestellt.

mit der jeweiligen Gezeitenkurve gibt den genauen Zeitpunkt zwischen Hoch- und Niedrigwasser an. Alle Maxima liegen zwischen 8 und 39 Minuten (im Mittel 18 Minuten) vom jeweiligen Schnittpunkt entfernt. Die Abweichungen sind erstaunlich gering.

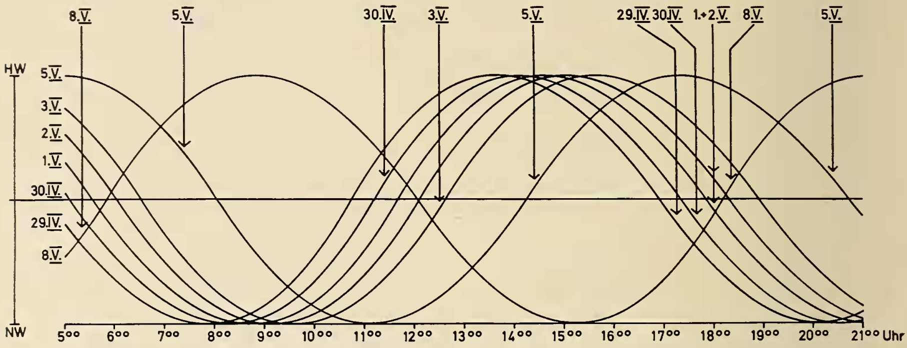


Abb. 11: Maxima fischender Seeschwalbenschwärme an Buhne H in Abhängigkeit von den Wasserständen. Die Pfeile deuten auf die Zeitpunkte festgestellter Maxima. Wasserstandsschwankungen sind vereinfacht als Sinuskurven dargestellt.

Der Eintritt der Gezeiten verschiebt sich bekanntlich von Tag zu Tag im gleichen Rhythmus mit der täglichen Verspätung des Mondaufgangs. Zu gewissen Zeiten ist diese gering, zu anderen stärker. Im Zeitraum vom 30. 4. bis 8. 5. 1964 traten die Gezeiten zunehmend später ein. Diese Verschiebung und die Reaktion der Seeschwalben wird aus Tabelle 12 deutlich. Gleichartige Verschiebungen im Eintritt der Gezeiten und im Auftreten von Seeschwalbenmaxima könnte man auch für die Halbzeiten des ablaufenden Wassers zeigen, etwa durch einen Vergleich der Periode vom 29. 4. bis 2. 5. mit der vom 2. 5. bis 5. 5. 1964.

Diese Beobachtungen sind ein sehr deutlicher Beweis dafür, daß die Tagesaktivität der Seeschwalben von den Gezeiten, also letztlich vom Mondzyklus abhängig ist.

Tabelle 12 Verschiebungen im Eintritt der Gezeiten und im Auftreten der Maxima fischender Seeschwalben an Buhne H in der Zeit vom 30. 4. bis 8. 5. 1964.

Datum	Differenz zum vorangehenden Datum in Tagen	Eintritt d. Halbzeit des auflaufenden Wassers	Verschiebung gegenüber dem vorangehenden Datum h	m	Zeitpunkt d. Auftretens des Seeschwalbenmaximums	Verschiebung gegenüber dem vorangehenden Datum h	m
30. 4.		11.12 Uhr			11.25 Uhr		
3. 5.	3	12.38 „	1	26	12.30 „	1	05
5. 5.	2	14.14 „	1	36	14.25 „	1	55
8. 5.	3	18.12 „	3	58	18.20 „	3	55

b) Die Anzahl der rastenden Vögel

War die Anzahl der Vögel, die dem Nahrungserwerb auf See nachgingen, in den Stunden um Niedrigwasser am höchsten und um Hochwasser am geringsten, so mußte es sich mit der Anzahl der Vögel, die am Strand oder in der Kolonie rasteten, umgekehrt verhalten. Ich führte daher sieben ganztägige, in stündlichem Abstand wiederholte Zählungen rastender Seeschwalben durch. Vier davon betrafen Vögel, die zur Vorbrutzeit im Grünland rasteten, und drei solche, die nach Beendigung des Brutgeschäftes an bestimmten Stellen außerhalb der Kolonie Rast machten.

Bei der Auswertung der einzelnen Zählungen habe ich zunächst den höchsten Wert eines Tages als 100 % zugrundegelegt und dann sämtliche anderen Werte der betreffenden Zählung in Prozent dieses Höchstwertes ausgedrückt. Auf diese Weise konnte eine gewisse Einheitlichkeit erzielt werden, da die absoluten Zahlen der sieben Zählungen nicht direkt miteinander vergleichbar waren. Bei der Gesamtauswertung habe ich den Durchschnitt der jeweiligen Anteile am Tagesmaximum der sieben Zählungen (ausgedrückt in %) in Abhängigkeit vom Gezeitenrhythmus (bezogen auf Niedrigwasser) berechnet (Abb. 12).



Abb. 12: Die Gezeitenabhängigkeit rastender Seeschwalben. Näheres im Text.

Die Anzahl rastender Seeschwalben war also offenbar stark gezeitenabhängig. Zwar liegt das Minimum nicht genau um Niedrigwasser, sondern etwas davor, doch befindet sich das Maximum nahe bei Hochwasser. Im Zeitraum von zwei Stunden vor bis zwei Stunden nach Niedrigwasser beträgt der durchschnittliche Anteil der Zählungen am Tagesmaximum nur 18,3 %, im Zeitraum von sechs bis vier Stunden vor und vier bis sechs Stunden nach Niedrigwasser zusammen hingegen 51,6 %. Der Wert für vier bis zwei Stunden vor und zwei bis vier Stunden nach Niedrigwasser zusammen liegt zwischen diesen beiden Zahlen.

Zwei der sieben Zählungen sind in Abbildung 13 dargestellt. Zwischen ihnen lagen zwei Tage. Die Zählungen sprechen für ein Überwiegen des Gezeitenrhythmus gegenüber einem Tageszeitrhythmus. Die beiden Darstellungen verlaufen fast entgegengesetzt. Sie lassen sich nur unter Annahme der Gezeitenwirkung erklären, zumal besondere Witterungseinflüsse an diesen Tagen nicht in Betracht kamen.

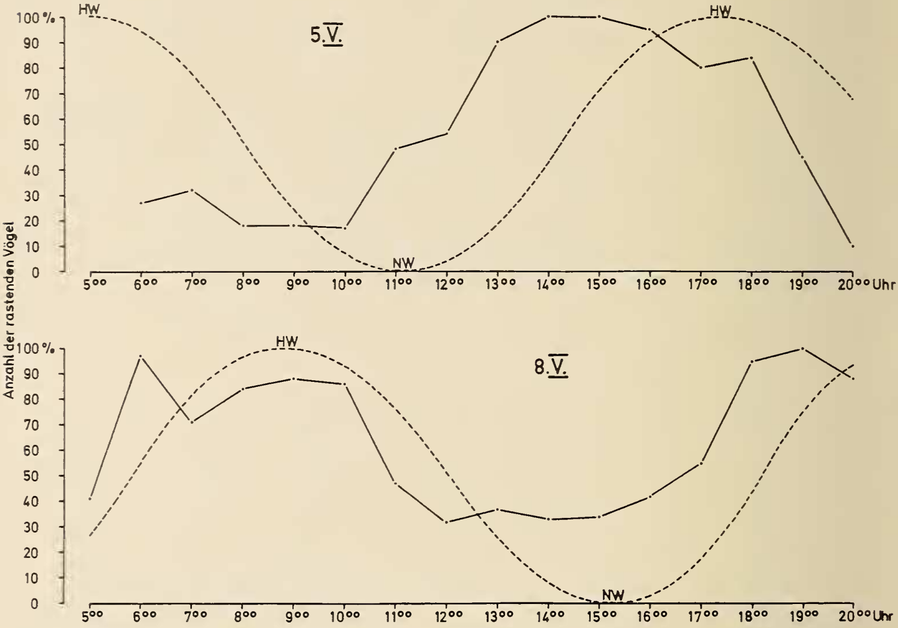


Abb. 13: Ergebnis der Zählungen rastender Seeschwalben am 5. und 8. Mai 1964. 100 % = Wert des jeweiligen Tagesmaximums (5. 5.: 500, 8. 5.: 380). Wasserstandsschwankungen sind vereinfacht als Sinuskurven dargestellt.

c) Die Fütterungshäufigkeit

Am deutlichsten spiegelte sich die Gezeitenabhängigkeit des Nahrungserwerbs in der Fütterungshäufigkeit wider. Hierbei konnte ich auch die Verhältnisse bei beiden Seeschwalbenarten getrennt untersuchen. Die Anzahl der Fütterungen je Jungvogel und Stunde wurde außerdem für zwei Beobachtungsjahre und in ihrer Beziehung zu Hoch- und Niedrigwasser getrennt berechnet.

Um die Fütterungsfrequenz je Jungvogel und Stunde zu ermitteln, berechnete ich zunächst für jede Beobachtungsperiode an einem Seeschwalbennest die Anzahl der auf einen Jungvogel entfallenden Fütterungen. Die Summe der Fütterungen je Jungvogel in einem bestimmten Zeitraum (z. B. in allen Stunden, die in den Zeitraum von zwei bis vier Stunden vor Niedrigwasser fielen) durch die Summe der Beobachtungsstunden in demselben Zeitraum dividiert, ergab die Anzahl der Fütterungen je Jungvogel und Stunde. Die Berechnung für die einzelnen

Gezeitenabschnitte erfolgte nach den notierten Uhrzeiten der Fütterungen und den Angaben für den Eintritt der Gezeiten bei Wangeroog-West im Tidenkalender des Deutschen Hydrographischen Instituts. Bei der Berechnung mußten jeweils einige wenige Fütterungen ausfallen, da zwei Tiden für gewöhnlich etwas mehr als 12 Stunden umfassen. Dies ist jedoch ohne nennenswerten Einfluß auf das Ergebnis.

Wie Abb. 14 zeigt, lag das Maximum der Fütterungshäufigkeit in den einzelnen Beobachtungsjahren bei beiden Seeschwalbenarten im Zeitraum von zwei Stunden vor bis zwei Stunden nach Niedrigwasser, das Minimum hingegen im entsprechenden Zeitraum um Hochwasser. Zwischen beiden Extremen bestand ein mehr oder weniger deutlicher Abfall bzw. Anstieg.

2. *Der Einfluß der Tageszeit*

Berechnet man nach der auf S. 53 beschriebenen Methode die Anzahl der rastenden Vögel aus den sieben Zählungen in ihrer Beziehung zur

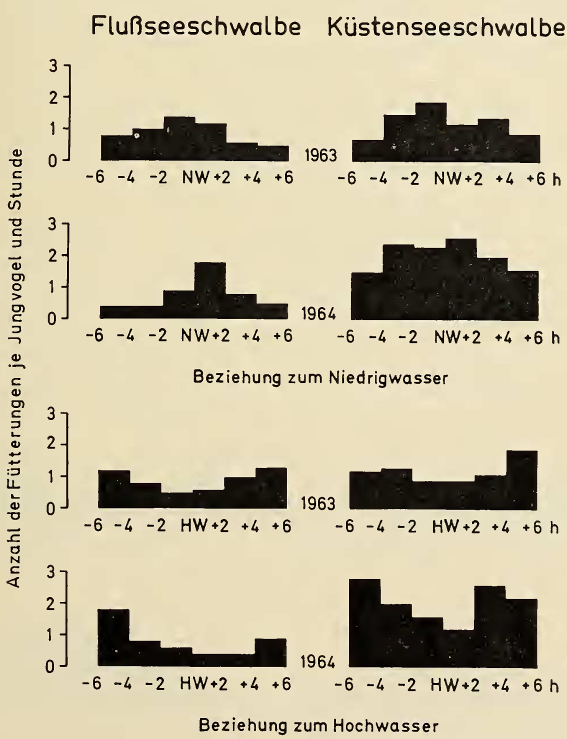


Abb. 14: Die Anzahl der Fütterungen je Jungvogel und Stunde in ihrer Abhängigkeit von den Gezeiten.

Tageszeit, so ergibt sich zwar eine deutliche Abhängigkeit (Abb. 15), doch ist die Beweiskraft gering, da bei einem Teil der sieben Zählungen die Hochwasserstunden mit den Mittagsstunden zusammenfielen. Abbildung 13 hat aber gezeigt, daß den Gezeiten sicher eine größere Bedeutung zukommt.



Abb. 15: Die Tageszeitabhängigkeit rastender Seeschwalben. Näheres im Text.

Berechnet man — ebenfalls nach Arten und Beobachtungsjahren getrennt — die Anzahl der Fütterungen je Jungvogel und Stunde in ihrer Abhängigkeit von der Tageszeit, so erhält man — im Gegensatz zu Abbildung 14 — kein übereinstimmendes Bild (Abb. 16).

Danach ist der Gezeitenrhythmus in seinem Einfluß auf die Fütterungshäufigkeit entweder allein ausschlaggebend oder er tritt doch gegenüber einem



Abb. 16: Die Anzahl der Fütterungen je Jungvogel und Stunde in ihrer Abhängigkeit von der Tageszeit.

von der Tageszeit abhängigen Rhythmus stark in den Vordergrund. Er überlagert den Tageszeitrhythmus so stark, daß dieser nicht nachzuweisen ist. Der Einfluß der Erreichbarkeit der Beutetiere, die ja mit den Gezeiten eng verbunden ist, ist für die Aktivität in der Nahrungssuche beider Seeschwalbenarten primär entscheidend.

Die Tageszeit macht sich durch den Einfluß der Dämmerung auf den Nahrungserwerb der Vögel am auffälligsten bemerkbar. Abbildung 17 zeigt diese Wirkung auf Ansammlungen fischender Seeschwalben an Buhne H. Es ist deutlich zu erkennen, daß das rasche Absinken der Seeschwalbenzahlen am Abend des 10. 5. 1964 auf die zunehmende Dämmerung zurückging.



Abb. 17: Der Einfluß zunehmender Dämmerung auf die Größenabnahme eines an Buhne H fischenden Seeschwalbenschwarmes am 10. 5. 1964 (Maximum = 550 = 100 %) im Gegensatz zum 11. 5. 1964 (Maximum = 400 = 100 %). Der liegende Pfeil gibt die Dauer der „Bürgerlichen Dämmerung" am 10. 5. an.

Man bezeichnet den Zeitraum zwischen dem Sonnenuntergang und demjenigen Zeitpunkt, bei dem ein normalsichtiger Mensch bei wolkenlosem Himmel im Freien nicht mehr lesen kann, als „Bürgerliche Dämmerung". Entsprechendes gilt für den Zeitraum vor Sonnenaufgang. Die Dauer der „Bürgerlichen Dämmerung" für Wangeroog-West am 10. 5. 1964 wurde nach Schütte (1930) berechnet. Die letzten beiden Seeschwalben (Art?) flogen 13 Minuten vor Ende der „Bürgerlichen Dämmerung" von der Buhne ab.

Eine ähnliche Beobachtung mit einer gleichartigen Zählung hatte ich bereits am 6. 7. 1963 machen können. Die letzte Seeschwalbe flog damals ebenfalls 13 Minuten vor Ende der „Bürgerlichen Dämmerung" von der Buhne ab. 22 Minuten vor dem Ende dieses Zeitraumes flogen noch sieben

Seeschwalben über der Buhne; es war schon so stark dämmerig, daß ich selbst aus wenigen Dezimetern Entfernung von der Wasseroberfläche keine Garnelen — die an diesem Abend am häufigsten gefangenen Beutetiere — hätte erkennen können. Die Vögel schienen um diese Zeit auch nichts mehr zu fangen; ich sah keine mehr bis auf die Wasseroberfläche hinabstoßen. Die letzten Seeschwalben werden also mehr „aus Gewohnheit" ihren Aufenthalt über der Buhne ausgedehnt haben.

Diese Beobachtungen sprechen bereits dafür, daß den Seeschwalben ein Beuteerwerb während der Nachtstunden unmöglich ist.

Ich verbrachte drei Nächte (26./27. 6. und 27./28. 6. 1963; 29./30. 5. 1964) im Versteckzelt in der Kolonie. In den beiden ersten Nächten befand sich das Zelt in unmittelbarer Nähe von Jungvögeln beider Seeschwalbenarten. Bei beiden Arten wurde in der Nacht nicht gefüttert. Die ersten Fütterungen erfolgten um 3.27 Uhr bei der F. bzw. 3.36 Uhr bei der K. Die letzte Fütterung wurde bei der F. um 21.51 Uhr und bei der K. um 21.40 Uhr beobachtet. Die genannte früheste Fütterung bei der F. stellte ich bei einer anderen Gelegenheit am 6. 7. 1963 fest.

Die Dauer der „Bürgerlichen Dämmerung" fiel für die Tage vom 26. bis 28. 6. 1963 auf die Zeiträume von 3.00 bis 3.59 Uhr und 21.03 bis 22.02 Uhr. Für den 6. 7. 1963 war es die Zeit von 3.07 bis 4.05 Uhr. Die ersten und letzten Fütterungen fielen also bei beiden Seeschwalbenarten in diese Zeiträume. Die früheste Fütterung sah ich 20 Minuten nach Beginn, die späteste 11 Minuten vor Ende der „Bürgerlichen Dämmerung". Demnach sind beide Arten auf Wangeroog zum Zeitpunkt der Sommersonnenwende täglich etwa 18,5 Stunden aktiv.

3. *Diskussion der Ergebnisse*

Genaue Untersuchungen über die Abhängigkeit des Nahrungserwerbs der Seeschwalben von den Gezeiten sind in der Literatur nicht zu finden.

Nach Abbildung 13 erfolgte die Besetzung der Brutkolonie im Frühjahr bei beiden Arten weitgehend gezeitenabhängig. Dies steht im Gegensatz zu den Feststellungen aller anderen Seeschwalbenbeobachter (Tinbergen, 1931; Marples & Marples, 1934; Palmer, 1941; Cullen, 1956). Die Vögel folgten damit dem Verhalten der Silbermöwe in Holland und an der deutschen Nordseeküste, die zunächst nur zur Hochwasserzeit ihre Brutplätze einnimmt und bei Ebbe wieder verschwindet (Tinbergen, 1931; Goethe, 1956). Wahrscheinlich ist die Gezeitenabhängigkeit der Seeschwalben in den fraglichen Gebieten nicht oder doch viel schwächer ausgeprägt als auf Wangeroog, das — im Gegensatz zur Umgebung eben dieser Seeschwalbenkolonien — in unmittelbarer Nähe ausgedehnte Wattflächen besitzt.

Einen Hinweis darauf, daß in anderen Gebieten, in denen der Einfluß der Gezeiten gering ist, die Nahrungssuche dem Tageszeitrhythmus folgt, könnten die Angaben Drurys (1960) liefern. Danach sollen die K. der Bylot-Insel (Kanada) am auffälligsten am Vormittag (8—11 Uhr) und am späten Nachmittag (17—19 Uhr) zur Nahrungssuche auf See hinausfliegen.

Im hohen Norden gehen K. durchgehend auch nachts dem Nahrungserwerb nach (Zedlitz, 1911; Roberts, 1934; Palmgren, 1935). Andere Beobachter (wie Marshall, 1938) stellten aber auch kurzfristige Ruhepausen fest. Nach Bullough (1942) fischen die K. der Farne-Inseln bis 23 Uhr und beginnen wieder in der frühen Morgendämmerung.

Nach Bergman (1935) fliegen die Raubseeschwalben (*Hydroprogne caspia* (Pall.)) Finnlands Ende April erstmalig etwa 30 Minuten vor Sonnenaufgang und zuletzt etwa 30 Minuten nach Sonnenuntergang auf Fischfang aus. Von Mai bis Juli sollen sie jedoch oft schon eine Stunde vor Sonnenaufgang beginnen. Ende Mai und im Juni sollen die Raubseeschwalben bisweilen auch kurz vor Mitternacht in tiefer Dämmerung auf Fischfangfahrt fliegen, vermutlich um laichende Strömlinge zu fangen. Nach Ruthke (1929) und Goethe (1937) füttern Silbermöwen auch nachts. Nach Goethe (briefl.) muß man allerdings berücksichtigen, daß Silbermöwen nachts bereits vorverdaute, noch bei ausreichendem Licht erbeutete Nahrung verfüttern können.

Die stärkere Spezialisierung der Seeschwalben im Nahrungserwerb gegenüber den Möwen gestattet wohl in unseren Breiten einen nächtlichen Fang nicht, und aus den Angaben Bergmans geht noch nicht hervor, daß die beobachteten Raubseeschwalben auch wirklich erfolgreich waren.

IV. Der Einfluß des Wetters auf den Nahrungserwerb

Im allgemeinen war der Einfluß des Wetters auf den Nahrungserwerb der Vögel recht gering. Die größte Bedeutung kam der Windstärke zu. Eine deutliche Beeinflussung des Nahrungserwerbs trat aber erst bei Windstärke 7—8 auf, bei Regen genügte vielleicht schon 6. Bei schwachem Wind hatten eigentlich nur Wolkenbrüche einen Einfluß auf die Aktivität der Vögel. Im allgemeinen konnte ich bei Windstärke 6 bei beiden Seeschwalbenarten noch kein deutliches Absinken der Fütterungshäufigkeit und damit auch keinen negativen Einfluß auf die Nahrungssuche nachweisen. Bei diesem Wind fischten beide Seeschwalbenarten z. B. sehr häufig an Buhne H. Einmal flogen bei Windstärke 7—8 und sehr starkem Wellengang etwa 20 Seeschwalben (beider Arten?) ausdauernd über der Buhne; allerdings konnte ich nicht feststellen, ob sie erfolgreich waren. Meist waren die Vögel bei Sturm viel weniger aktiv.

An zwei Tagen konnte ich den negativen Einfluß der Windstärke besonders deutlich feststellen. Sie wirkte sich in einem starken Absinken der Fütterungshäufigkeit aus.

Am 5. 7. 1964 herrschte während der Beobachtungszeit andauernd Windstärke 7. Ein Jungvogel der K. erhielt in 5¼ Stunden kein Futter (siehe auch S. 91), ein anderer wurde in drei Stunden nur einmal gefüttert (0,3 Fütterungen je Stunde). Allerdings fielen diese drei Stunden gänzlich und von den 5¼ Stunden vier in den Zeitraum von zwei Stunden vor bis zwei Stunden nach Hochwasser, was sich ebenfalls negativ auf die Fütterungshäufigkeit ausgewirkt haben mag.

Am 8. 7. 1964 herrschte den ganzen Tag über Windstärke 8. Zwei flügge Junge der F. erhielten in $11^1/_4$ Stunden zusammen nur dreimal Futter (0,1 Fütterungen je Jungvogel und Stunde), zwei Junge eines anderen Paares bekamen in 7½ Stunden vier- oder fünfmal Futter (0,3 Fütterungen je Jungvogel und Stunde). Zwei Junge der K. dagegen wurden in acht Stunden mindestens neunmal, aber nicht viel häufiger, gefüttert (mindestens 0,6 Fütterungen je Jungvogel und Stunde). Wie die Ausführungen auf S. 81 zeigen werden, lagen diese Fütterungshäufigkeiten erheblich unter dem Normalen.

Inwieweit war nun das Absinken der Fütterungshäufigkeit allein auf den direkten Einfluß des Sturmes auf die Flugfähigkeit der Vögel oder mehr auf die Einwirkung des starken Windes auf Wasser und Beutetiere zurückzuführen?

Anhaltende starke Winde erhöhen die Stromgeschwindigkeiten im Wattenmeer und wühlen den Meeresboden derart auf, daß das Wasser noch stärker getrübt wird als sonst. Auch wird den Seeschwalben durch die starke Bewegung der obersten Wasserschichten die Sicht in die Tiefe und vielleicht auch das Tauchen erschwert. Es kann hinzutreten, daß bei starken und anhaltenden Winden aus Südwest bis Nordwest das Wasser bei Ebbe nur unvollständig ablaufen kann und damit manche Gelegenheiten zum Beuteerwerb, die sonst vorhanden sind (Fang von der Wattoberfläche, aus Prielen und leerlaufenden Lachen), nicht oder doch nicht optimal auftreten.

Meines Erachtens liegt der wichtigste Faktor darin, daß manche Beutetiere unter den oben genannten Bedingungen versprengt werden oder sich aus dem Wattenmeer in tiefere Wasserschichten zurückziehen und damit für die Seeschwalben unerreichbar werden. Jedenfalls soll dies für die Garnele zutreffen (Plagmann, 1937; Bahr, 1950). Auch eine Temperaturerniedrigung des Wassers könnte sich eventuell auf den Beutetierbestand auswirken. Entsprechendes ist ebenfalls bei der Garnele beobachtet worden (Bahr, loc. cit.; Tiews, 1954).

Viele Autoren haben darauf hingewiesen, daß Stürme den Fischfang beider Seeschwalbenarten erschweren und damit die Fütterungshäufigkeit der Altvögel absinken lassen. Aus Tinbergens (1932) und Pettingills (1939) Angaben gewinnt man den Eindruck, daß es der direkte Einfluß des Windes auf die Flugfähigkeit der Vögel sein soll; bei den meisten anderen Beobachtern bleibt diese Frage offen. Marples & Marples (1934) und Palmer (1938) vermuten aber auch eine Einwirkung ungünstiger Witterung auf die Beutetiere.

Nach Naumann (1840) fischt die K. nicht gerne dort, wo viel Wellenschlag ist, sondern viel lieber in wenig bewegtem Wasser. Bei Sturm und hohem Wellengang, auch in den Brandungen, soll sie „nichts schaffen" können. Burton & Thurston (1959) stellten eine ausgeprägte Bevorzugung der K. fest, in Wasser zu fischen, daß vor Wind geschützt war. In auffälligem Gegensatz hierzu stehen die Beobachtungen von Ferens (1962): Bei Orkan und sehr stark bewegter See waren K. sehr aktiv. Zusammen mit Dreizehenmöwen bildeten sie Schwärme, die — nach Tausenden von

Vögeln zählend — über der aufgewühlten See nach Nahrung suchten. Dies geschah besonders in der Nähe felsiger Inseln und größerer Eisberge und wurde wiederholt beobachtet.

Diese teilweise einander widersprechenden Angaben und die eigenen Beobachtungen (s. o.) zeigen, daß zwar eine gewisse Behinderung der Seeschwalben bei Sturm eintritt, daß diese jedoch nicht primär entscheidend ist. Am wichtigsten ist wohl der Einfluß des Sturmes auf Wasser und Beutetiere, der zwar in vielen Fällen bisher günstige Fangplätze unergiebig macht, dafür aber gelegentlich auch neue Fangsituationen bietet.

Wie steht es nun mit Unterschieden in der Wetterabhängigkeit beider Seeschwalbenarten? Naumann (1840) glaubt, daß die K. zu leicht gebaut sei und nicht Kräfte genug habe, dem Sturm zu trotzen. Dem widersprechen die Angaben von Ferens und die eigenen Beobachtungen. Keinesfalls ist die K. die stärker behinderte Art. Sie ist zwar leichter als die F., dafür aber auch schlanker als diese und bietet damit dem Wind weniger Angriffsfläche. Vielleicht ist sie auch fluggewandter als die F.

Als hochnordischer Brutvogel durchquert die K. auf dem Zuge Gebiete, in denen oft Stürme herrschen. Die Brutplätze der meisten K. liegen in Gegenden, in denen auch während der Brutzeit starke Winde normal sind. Die Art dürfte also hierdurch kaum beeinträchtigt werden.

V. Das Verhalten der Seeschwalben beim Beuteerwerb

Während von vielen Brutplätzen der Arten das Stoßtauchen beschrieben worden ist, wobei die Vögel mehr oder weniger völlig im klaren Wasser verschwinden, gehörte es in dieser Form auf Wangeroog zu den seltenen Erscheinungen. Das völlige Untertauchen der Vögel konnte ich bei beiden Arten nur vereinzelt beobachten. In fast allen Fällen war das Wasser hierbei klar und fast strömungsfrei. Über die Tauchtiefe der Seeschwalben ließen sich keine genauen Aussagen machen, doch dürfte sie in diesen Fällen für beide Arten bei mindestens 50 cm gelegen haben.

Meist lassen wohl die durch den Wind verursachte Kräuselung und Wellenbildung an der Wasseroberfläche, vor allem aber auch die starke Trübung des Wassers, ein Erkennen und Fixieren derjenigen Beute, die sich in größerer Tiefe aufhält, nicht zu. Die starken Strömungen erschweren darüber hinaus das Tieftauchen. Das Verhältnis von Körpervolumen und -gewicht — bestimmt durch die Pneumatizität — macht dies hydrodynamisch unmöglich (siehe hierzu auch Rittinghaus, 1966). Die Seeschwalben sind gerade auch aus diesen Gründen im Wattenmeer auf die Gelegen-

heiten angewiesen, bei denen die Beutetiere sehr nahe an die Wasseroberfläche kommen.

Auf Wangeroog verschwanden die Seeschwalben in den meisten Fällen nur bis zum Ansatz der Schwingen oder etwas tiefer, die dann zusammen mit dem Hinterkörper noch schräg aus dem Wasser hervorschauten. Die Tauchtiefe beschränkte sich also auf 20—30 cm, wie man aus Messungen an Bälgen leicht ersehen kann. Diese Art des Tauchens — in der Umgebung Wangeroogs vielleicht das häufigste Fangverhalten — wurde vor allem an der Buhne H beobachtet.

Fälle, in denen die Vögel nur mit dem Kopf eintauchten, kamen natürlich ebenfalls häufig vor. Sie leiteten über zu den — auf Wangeroog wieder sehr zahlreichen — Gelegenheiten, bei denen die Seeschwalben lediglich den Schnabel oder gar nur dessen Spitze ins Wasser eintauchten. Culemann (1928), der dieses Verhalten auf Mellum beobachtete, wurde auffallend an den Nahrungserwerb der Trauerseeschwalbe erinnert.

Die Seeschwalben fischten daher auch an Stellen, an denen das Tauchen unmöglich war, z. B. in sehr stark undurchsichtigem Wasser oder am Flutsaum. So fingen mehrfach größere Seeschwalbenschwärme über einem stark durch Schlick getrübten Priel (Fangplatz 9, Abbildung 4), dessen Sichttiefe nach eigener Messung höchstens 3 cm betrug. Die Vögel tauchten nur den Schnabel ein. Ähnlich verhielten sich die Vögel im Watt unmittelbar über dem Rand des auflaufenden Wassers. An diesen Stellen (z. B. Fangplatz 10) war das Tieftauchen schon wegen des flachen Wassers unmöglich.

In diesen und den zuvor erwähnten Fällen war die K. deutlich diejenige Art, die sich am zahlreichsten am Fang beteiligte.

Bei der Nahrungsaufnahme von der Wattoberfläche wurden Beutetiere im Gleitflug vom Boden aufgenommen, ohne daß dieser vom Vogel berührt wurde. Auch hieran beteiligte sich die K. erheblich häufiger als die F.

Von den obigen Verhaltensweisen grundsätzlich nicht verschieden ist die Aufnahme von Insekten von der Wasseroberfläche. Dies trat dann ein, wenn die Brutplätze bei einer Sturmflut unter Wasser standen.

Recht selten — wenn überhaupt — wurden Insekten in der Luft gefangen. Häufiger schnappten junge Seeschwalben am Nest nach Insekten und verschlangen sie auch gelegentlich.

Zum Verhalten der Vögel bei der Schwarmbildung, das von mehreren Beobachtern, besonders von Palmer (1941), beschrieben worden ist, möchte ich nur einige Besonderheiten beitragen. Einigemale

konnte ich an den Fangplätzen 3 und 7 (Abbildung 4), großen leerlaufenden Wasserlachen, mitten unter die fischenden, auf- und niederfliegenden Vögel wandern. Zeitweise handelte es sich um 200—300 Seeschwalben. Fast immer waren beide Arten vertreten.

Einmal konnte ich die Bildung eines solchen Schwarmes genau beobachten. Zunächst fischten nur einzelne Vögel; auch in der Umgebung waren nicht sehr viele Seeschwalben zu sehen. Plötzlich hatte sich innerhalb einer einzigen Minute eine Ansammlung von rund 100 Vögeln gebildet, deren weitere Zunahme dann aber schwer zu verfolgen war. Über der 10—30 cm tiefen Lache konzentrierten sich die Seeschwalben auf eine bestimmte eng umgrenzte Stelle, an der sie pausenlos hinabstießen. Dieser Schwarm konnte aber geschlossen langsam den Platz wechseln. Er konnte sich auch innerhalb weniger Sekunden auflösen und etwa 20 m entfernt mit der gleichen Geschwindigkeit neu bilden. Mit Hilfe eines Keschers entnahm ich an diesen Stellen Nahrungsproben. Gefangen wurden in erster Linie Clupeiden, aber auch Plattfische und Garnelen. Bei einer anderen Gelegenheit konzentrierte sich der Schwarm ausschließlich auf den Ausfluß einer Lache. Die Vögel wichen dem Beobachter nur zögernd und ärgerlich aus. Man konnte sich ihnen auf etwa fünf Meter nähern. Fast jedes Hinabstoßen der Seeschwalben hatte Erfolg, während die Vögel bei anderen Gelegenheiten, z. B. an Buhne H, sehr häufig fehlstießen. Die endgültige Zahlenabnahme und Auflösung der Schwärme erfolgte nicht ganz so rasch wie ihre Bildung.

In der Literatur finden sich zahlreiche Angaben zum Verhalten der Seeschwalben beim Beuteerwerb. Vom Tieftauchen bis zur Nahrungsaufnahme unmittelbar von der Substratoberfläche und dem Insektenfang in der Luft werden alle verschiedenen Verhaltensweisen bei beiden Seeschwalbenarten beschrieben.

Bemerkenswert ist hierbei, daß Angaben, die die Aufnahme der Nahrung von der Wasseroberfläche oder etwas tiefer oder das Ablesen der Beutetiere von Pflanzen oder vom Boden betreffen, für die K. zahlreicher sind.

VI. Besonderheiten beim Fang der einzelnen Beutetierarten

Um festzustellen, inwieweit der Fang der einzelnen Beutetiergruppen oder -arten vom Wasserstand abhängig war, habe ich alle Nachweise der wichtigeren Gruppen (Fütterungen bestimmter Jungvögel und andere Beobachtungen) nach ihrer Beziehung zum Niedrigwasser geordnet (Abb. 18 und 19). Bei den Clupeiden wurde auch Material von 1963 verwertet. Es ist bisher noch nicht aufgeführt worden, weil es zur Feststellung der relativen Häufigkeit dieser Fische in der Nahrung der Seeschwalben nicht ausreichte.

Man kann die Beutetiere ganz grob in zwei Gruppen einteilen: Die erste umfaßt alle Fische (Abb. 18). Die meisten wurden bei halber Tide und um Hochwasser gefangen. Nur die Clupeiden zeigten ein Überwiegen um Niedrigwasser, das aber weniger ausgeprägt war als bei den Wirbellosen. Die meisten dieser Fische wurden südwestlich bis nordwestlich der Kolonie gefangen. Die bevorzugte Fangtechnik der Seeschwalben war das Tauchen, meist bis zum Flügelansatz oder etwas tiefer.

Die Wirbellosen als zweite Gruppe (Abb. 19) wurden überwiegend um Niedrigwasser erbeutet, und zwar östlich bis südlich der Brutplätze. Die bevorzugte Fangtechnik war die bloße Aufnahme vom Boden bzw. vom Wasser, gegebenenfalls unter Eintauchen des Schnabels.

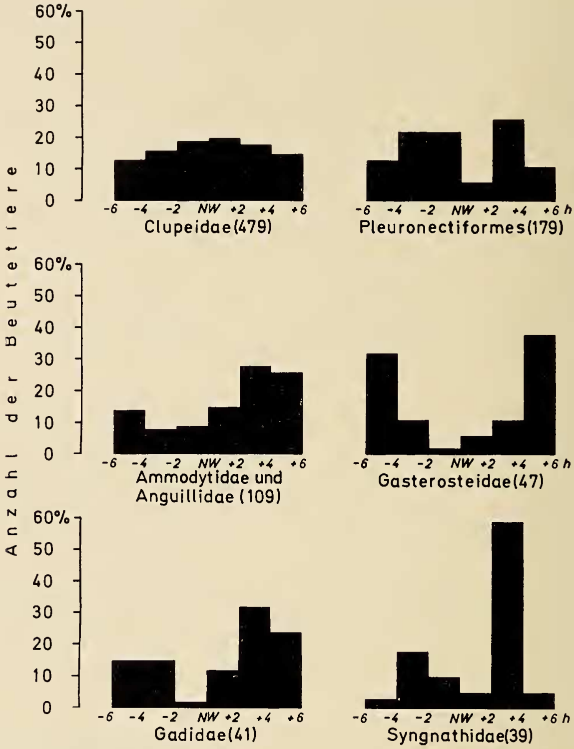


Abb. 18: Die Gezeitenabhängigkeit beim Fang der wichtigsten Fischgruppen. Die Gesamtzahl aller Nachweise der jeweiligen Gruppe ist in Klammern angegeben und als 100 % zugrundegelegt.

Clupeidae

Hinsichtlich der Clupeiden — der wichtigsten Gruppe unter den Beutefischen der Seeschwalben — überwog einerseits der Fang über Sandbänken und Buhnen (Buhne H), andererseits über Wasserlachen. Östlich der Brutplätze wurde daher am wenigsten auf Clupeiden gefischt.

Besonders genau konnte ich den Fang der Fische in den Gebieten 1, 3, 7 und 19 (Abb. 4) beobachten. So fingen einmal Seeschwalben im Gebiet 3 im Schwarm über 15—20 cm tiefem Wasser. Dieses stellte hier einen Engpaß dar, den Clupeidenschwärme durchschwimmen mußten, die sich durch eine schräg in die See hinaus vorstoßende Sandbank zum Strand hin hatten abdrängen lassen. Diese Fische zogen sehr eilig in immer derselben Richtung vorbei. Sie schwammen in eng geschlossenen Einzeltrupps, die in kurzen Abständen aufeinanderfolgten und aus jeweils mindestens 100 Tieren bestanden. Innerhalb der Engpaßzone folgten die

Seeschwalben diesen Schwärmen jeweils ein Stück Wegs und stießen pausenlos erfolgreich hinab, meist bis zum Schwingenansatz im Wasser verschwindend. Aus dem Verhalten der Clupeidenschwärme erklärt sich die bereits beschriebene rasche Bildung, Verlagerung, Auflösung und Neubildung der Seeschwalbenansammlungen. Bei anderen Gelegenheiten traten die Fische nicht in schnell vorbeiziehenden Schwärmen, sondern mehr versprengt und verteilt auf. Die Seeschwalben zeigten ein entsprechendes Fangverhalten.

Nach Abbildung 18 waren die Bedingungen für den Clupeidenfang trotz einer gewissen Begünstigung der Niedrigwasserstunden gegenüber allen anderen Beutetierarten offenbar am wenigsten von den Gezeiten abhängig. Das Maximum um Niedrigwasser läßt allerdings vermuten, daß der Fang aus solchen Lachen, die überwiegend um Niedrigwasser auftraten, am wichtigsten war.

Vermutlich verhalten sich die Clupeiden den Gezeiten gegenüber weniger passiv als viele andere Beutetierarten. Infolge ihrer größeren Aktivität treten sie an bestimmten Fangplätzen unregelmäßiger auf als andere Tiere. Die Möglichkeit, an einem günstigen Fangplatz nach Ablauf zweier Tiden unter denselben Wasserstandsbedingungen wieder Clupeiden zu fangen, ist geringer als bei anderen Beutetierarten (z. B. Garnelen). Hiervon konnte ich mich besonders durch Netzfänge in den beschriebenen Wasserlachen überzeugen.

Pleuronectiformes

Der bedeutendste Fangplatz für Angehörige dieser Fischgruppe war die Buhne H.

Plattfische halten sich überwiegend am Boden oder in Bodennähe auf und kommen daher von Natur aus weniger als Seeschwalbenbeute in Betracht als etwa Clupeiden. Dies tritt vielmehr erst dann ein, wenn sie durch die Umstände gezwungen werden, an die Wasseroberfläche zu kommen. Hierzu müssen wohl gewisse Wanderbewegungen, wie das Bestreben, ins Wattenmeer vorzudringen, notwendig sein, damit die Tiere sich den oberflächlichen Gezeitenströmungen überhaupt überlassen. Vielleicht folgen sie diesen nur bei ihren Wanderungen in der offenen See, den Seegatts und den breiten Baljen mehr oberflächennah, um dann — einmal im Watt angelangt — die Bodenregion aufzusuchen.

Im eigentlichen Watt und seinen Prielen wurden relativ seltener Plattfische gefangen als an der H-Buhne. In Abbildung 18 spiegelt sich diese Bevorzugung wider. Die Maxima fischender Seeschwalben an der Buhne lagen bei halber Tide, d. h. genau zwischen den beiden Wasserstandsextremen (siehe S. 51); das gleiche galt offenbar auch für die Maxima im Plattfischfang. Andererseits sind nach Bückmann (1934) die Netzfänge der Fischer in den Prielen kurz vor Niedrigwasser am größten. Der Fang in den Prielen mochte daher für die Seeschwalben an zweiter Stelle stehen.

Ammodytidae und Anguillidae

Beide Familien werden hier — wie in Abbildung 18 — gemeinsam behandelt; im folgenden wird aber zunächst nur der Sandaal besprochen. Aale kamen nicht häufig genug vor, um bei dieser Betrachtung ins Gewicht zu fallen.

Die Fangplätze befanden sich hauptsächlich südwestlich, nordwestlich und auch nördlich der Insel, nicht jedoch, oder doch viel seltener, im eigentlichen Watt. Dies liegt sicher daran, daß dieser Fisch Sandgrund bevorzugt. Nach Abbildung 18 fielen 69 % aller Nachweise dieser Gruppe in den Zeitraum des auflaufenden Wassers bzw. 54 % in den Zeitraum von zwei Stunden nach bis sechs Stunden nach Niedrigwasser. In diesen Stunden ist der Fang also besonders günstig.

Nach Angaben von Leege (1917), Marples & Marples (1934) und Gerlach (1950) vergraben sich Sandaale bei beginnender Ebbe im Boden, halten sich bei Niedrigwasser verborgen und kommen bei ansteigendem Wasser wieder aus dem Versteck hervor. Diese Angaben zeigen, daß Sandaale für die Seeschwalben hauptsächlich bei auflaufendem Wasser erreichbar sind, und bestätigen die Beobachtungen auf Wangeroog.

Im Frühjahr 1962 beobachtete ich F., die junge Aale (*Anguilla*) aus einem Brackwassergraben am Nordrand des Seevogelschutzgebietes fingen. Fünf Fische, die ich an dieser Stelle mit einem Netz herausholte, waren im Durchschnitt 7,5 cm lang (Abb. 2). Die übrigen größeren Aale, die ich — wenn auch sehr selten — als Beute erkennen konnte, werden aber wohl in der See gefangen worden sein.

Gasterosteidae

Obwohl in den Prielen und Wasserlachen des Seevogelschutzgebietes oder an seinem Rande manchmal Stichlinge auftraten, kamen doch die meisten Seeschwalben, die diese Fische erbeutet hatten, aus westlicher bis südlicher Richtung von See her. Entweder hatten die Vögel die Fische unmittelbar aus dem Meer oder aus den Prielen des Grodens der Nachbarinsel Spiekeroog bzw. gar vom Deichvorland der Küste geholt. Goethe (briefl.) konnte hingegen oft Seeschwalben in den Brack- und Süßwassergräben des Innengrodens fischen sehen, wobei vermutlich Stichlinge erbeutet wurden.

Von 47 Beobachtungen von Seeschwalben, die Stichlinge trugen bzw. verfütterten, fielen 33 (70 %) in den Zeitraum von sechs bis vier Stunden vor und vier bis sechs Stunden nach Niedrigwasser. Nur vier (8,5 %) kamen jedoch auf den Zeitraum von zwei Stunden vor bis zwei Stunden nach Niedrigwasser (Abb. 18).

Dennoch möchte ich bezweifeln, daß der Stichling gerade in den Hochwasserstunden sehr viel leichter bzw. um Niedrigwasser sehr viel schwerer zu erbeuten ist als sonst. Stichlinge gehörten nach Beobachtungen zur

Jungenaufzucht nicht gerade zu den sonderlich beliebten Fischen, da sie beim Hinunterschlingen Schwierigkeiten machen. Andererseits ist die Fangmöglichkeit für viele andere (beliebtere) Beutetiere in den Stunden um Hochwasser stark herabgesetzt. Vielleicht verlegen sich die Seeschwalben dann stärker auf die Stichlinge, die sie nun auch aus größerer Entfernung herbeitragen könnten.

Gadidae

Die Fangplätze für die Seequappe müssen westlich der Seeschwalbenkolonie, also im Harlebereich gelegen haben. Diese Fische waren offenbar — wie *Ammodytes* — in erster Linie nur in den Stunden vor Hochwasser erreichbar.

Syngnathidae

Die genaueren Fangplätze blieben hier etwas ungewiß. Abbildung 18 läßt — wie bei den Plattfischen — auf die Buhne H als Herkunftsort schließen. In der Tat konnte ich verschiedentlich feststellen, daß von dort zurückkehrende Vögel Seenadeln trugen.

Auffällig ist das Maximum im Zeitraum von zwei bis vier Stunden nach Niedrigwasser, das Ergebnis von vielen Einzelbeobachtungen an verschiedenen Tagen. 23 der 39 Gesamtbeobachtungen (59 %) fielen in diesen Zeitraum. Man könnte daraus schließen, daß die Seenadeln überwiegend an Buhne H und zwar fast nur bei auflaufendem Wasser gefangen wurden.

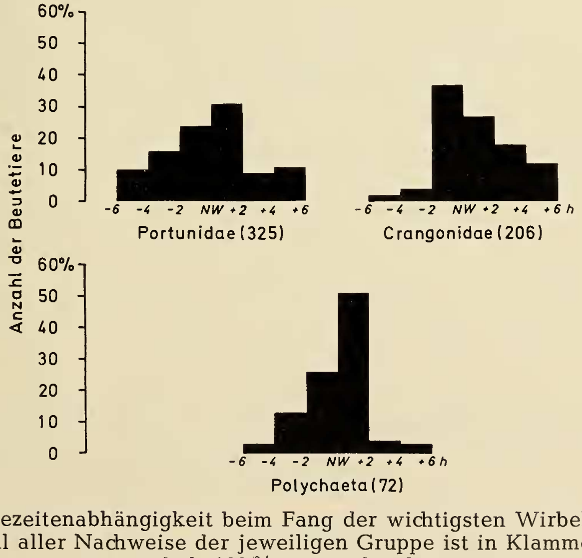


Abb. 19: Die Gezeitenabhängigkeit beim Fang der wichtigsten Wirbellosengruppen. Die Gesamtzahl aller Nachweise der jeweiligen Gruppe ist in Klammern angegeben und als 100 % zugrundegelegt.

Portunidae

Die Hauptfangplätze für Strandkrabben lagen östlich bis südlich der der Seeschwalbenkolonie.

Die Strandkrabbe hält sich vornehmlich am Boden auf. Nach Gruner (in Stresemann, 1957) kann sie nur von erhöhten Punkten herabrudern, jedoch nicht eigentlich schwimmen. Die Fälle, in denen sie, über Hindernisse getrieben, an die Wasseroberfläche gelangt, scheinen gegenüber den Gelegenheiten, bei denen die Seeschwalben ihrer im Watt habhaft werden können, zurückzutreten. So ist es verständlich, daß der Hauptfang in den Stunden um Niedrigwasser vor sich ging, wenn die Aufenthaltsorte der Krabben am wenigsten mit Wasser bedeckt waren. Nach Abbildung 19 fielen 55 % aller Beobachtungen in den Zeitraum von zwei Stunden vor bis zwei Stunden nach Niedrigwasser.

Entweder werden die Krabben — wie ich es am häufigsten beobachten konnte — von der freien Wattoberfläche aufgenommen, auf der manche nach Ablaufen des Wassers zurückbleiben, oder die Vögel tauchten in den Prielen nach den Krabben. Mehrfach sah ich K. nach Krabben tauchen, die sich offenbar auf dem Grunde eines Prieles und zwar nahe an seinem Rande aufhielten. An diesen Prielrändern ist das Wasser nicht so tief und ist auch die Strömung nicht so stark wie in der Mitte, was für die Seeschwalben vorteilhaft ist. Vielleicht halten sich die Krabben auch lieber an diesen Prielrändern auf.

Wie bereits erwähnt, fraßen und verfütterten beide Seeschwalbenarten in den meisten Fällen „weiche", d. h. frisch gehäutete Strandkrabben. Ich selbst fand auch an Stellen, an denen Seeschwalben häufig Krabben fingen, nur selten solche frisch gehäuteten Exemplare. Die Seeschwalben trafen wohl eine Auswahl. Einen Anhaltspunkt hierzu ergibt die Beobachtung einer K., die nach einer „harten" Krabbe getaucht war, sie aber dann mehrfach in der Luft fallen ließ und wieder aufschnappte. Schließlich ließ sie die Beute endgültig im Stich und flog fort.

„Harte" Strandkrabben wurden in den meisten Fällen bald nach dem Fang durch Schütteln und Auf-den-Boden-Schlagen „bearbeitet". Hierbei sprangen meist die Extremitäten ab, so daß dann nur der Carapax verfüttert wurde.

Crangonidae

Die Fangplätze für Garnelen stimmten weitgehend mit denen für Strandkrabben überein. In erster Linie waren es die Priele im Watt, nicht jedoch — wie bei der Strandkrabbe — die eigentliche Wattoberfläche. Jedoch wurde *Crangon* auch an vielen anderen Stellen erbeutet, so vor allem an Buhne H, in zurückgebliebenen Lachen am Strand und am Flutsaum. Die Fangsituationen waren also recht unterschiedlicher Art, entsprechend der Häufigkeit, vielleicht sogar „Allgegenwärtigkeit" der Garnele im Wattenmeer. Die Wanderungen von *Crangon* sind auch sicher noch mehr passiver Art als die der Fische.

Die Beobachtungen stimmen mit den Feststellungen zur Gezeitenbeziehung überein (Abb. 19): Wenn das Wasser in den Prielen kurz vor Niedrigwasser am flachsten und seine Strömungsgeschwindigkeit am größten ist, kommt es dort — infolge der Engpaßwirkung — zu besonderen Anreicherungen von Garnelen. Fanggelegenheiten nach der Art leerlaufender oder zurückgebliebener Wasserlachen traten ebenfalls vor allem in den Stunden um Niedrigwasser auf.

Eine eigentümliche Fangsituation, die vorzugsweise von der K. ausgenutzt wurde, war das Erbeuten sehr kleiner Garnelen im auflaufenden Wasser nahe dem Flutsaum. Auf S. 46 wurde bereits die Vorliebe der Garnelen für diese Stellen erwähnt. Da das Wasser hier sehr flach ist, sind es fast nur sehr kleine Jungtiere, die sich bis unmittelbar an den Flutsaum vorwagen. Die Seeschwalben brauchen hier nur mit der Schnabelspitze ins Wasser einzutauchen, um ihrer habhaft zu werden. Wegen ihrer geringen Größe kann man die erbeuteten Garnelen nur mit Mühe im Schnabel der Vögel erkennen. Auch schlucken die Seeschwalben ihre Beute meist schneller als gewöhnlich hinunter, kaum daß sie sich vom Wasserspiegel erhoben haben.

Im Gebiet 10 fing ich einmal an genau derselben Stelle und zu gleicher Zeit, in der dort zahlreiche Seeschwalben — und zwar überwiegend K. — fischten, mit einem Netz 27 *Crangon crangon*. Ihre Größe schwankte zwischen 8 und 18 mm und betrug im Mittel 13 mm (Abb. 21). Bei einer anderen Gelegenheit konnte ich nahe am Flutsaum des Südweststrandes fangen, und zwar an einer Stelle, an der eine K. kleine Krustazeen aus dem Wasser holte. Neben mehreren kleinen Garnelen erhielt ich auch einige Isopoden der Art *Eurydice pulchra* Leach[1]), sowie einen Amphipoden (*Gammarus* spec.). Es ist möglich, daß diese Arten gelegentlich von den Vögeln (insbesondere K.) erbeutet wurden.

In Abbildung 19 fällt besonders die sehr geringe Anzahl der Garnelen auf, die ich im Zeitraum von sechs bis zwei Stunden vor Niedrigwasser als Seeschwalbenbeute nachweisen konnte. Vermutlich liegt dies daran, daß sich die Garnelen bei Hochwasser und in den ersten Stunden des ablaufenden Wassers vorzugsweise am Boden aufhalten. Sie sind daher zunächst für die Seeschwalben unerreichbar. Während sich die Garnelen anfänglich noch verteilt auf dem Wattboden aufhalten, drängen sie sich in den letzten Stunden vor Niedrigwasser in den Prielen zusammen, wo sie leicht erbeutet werden können. Bei Flut folgen die Garnelen vielleicht dem vordringenden Wasser eher (siehe die Flutsaumbeobachtungen!), als sie sich bei Ebbe von diesem einholen lassen. Dies könnte der Grund dafür sein, daß der Fang bei auflaufendem Wasser weniger plötzlich nachließ als bei ablaufendem.

Polychaeta

Die Angehörigen dieser Gruppe wurden so gut wie ausschließlich im eigentlichen Watt erbeutet. Ihre Fangplätze lagen demnach fast nur östlich und südöstlich der Seeschwalbenkolonie.

---

[1]) Die Bestimmung verdanke ich Herrn Dozent Dr. H. Remmert vom Zoologischen Institut und Museum der Universität Kiel.

Die in Betracht kommenden Arten leben im Wattboden; nur die *Nereis*-Arten verlassen diesen bisweilen, um zu schwimmen, ohne indessen hoch ins Wasser aufzusteigen (Linke, 1939). Größere Ortsveränderungen im Zusammenhang mit dem Gezeitenrhythmus fehlen. Hieraus folgt bereits, daß die Polychaeten — falls überhaupt — fast nur um Niedrigwasser von den Vögeln erbeutet werden konnten. Nach Abbildung 19 fielen 78 % der Beobachtungen in den Zeitraum von zwei Stunden vor bis zwei Stunden nach Niedrigwasser und nur 5,5 % in den Zeitraum von sechs bis vier Stunden vor und vier bis sechs Stunden nach Niedrigwasser.

Wie aber konnten die Vögel diese Meereswürmer fangen? *Arenicola* ist ausschließlich Bodenbewohnerin und sehr seßhaft. Der Pierwurm dürfte für gewöhnlich den Boden nicht freiwillig verlassen. Nach Linke (1939) soll *Arenicola* aber zur Kotabgabe mit dem Hinterende nach oben kommen und dieses hierbei über die Bodenoberfläche hinausstrecken. Hierbei könnten die Seeschwalben, die die Wattoberfläche im Fluge aufmerksam absuchen, hinabstoßen und zumindest das Hinterende erbeuten, das nach Linke leicht abgeworfen wird. In der Tat haben die Seeschwalben neben ganzen oder halben Würmern manchmal nur kleinere Stücke verfüttert. Da die *Arenicola*-Siedlungen oft sehr dicht bevölkert sind und die Würmer wohl nur auf Bodenerschütterungen durch vorzeitiges Sichzurückziehen reagieren, waren solche Gelegenheiten für die Vögel sicher gar nicht so selten. Auf der Wattoberfläche konnte ich aber gelegentlich auch tote Würmer dieser Art finden, die frei dalagen. Auch diese können von den Seeschwalben aufgenommen worden sein.

Die beiden nachgewiesenen *Nereis*-Arten (*N. diversicolor* und *N. succinea*) leben in reichverzweigten Gangsystemen des Wattbodens und sind weniger seßhaft. Nach Linke (loc. cit.) kommt *Nereis diversicolor* häufig zur Hälfte aus ihrer Röhre heraus und weidet so die Bodenoberfläche ab. Außerdem soll man diese Art, wenn das Watt trockengefallen ist, öfters kriechend auf dem Boden oder schwimmend im Wasser der Wattentümpel und Priele antreffen. Diese Angaben kann ich aus eigener Anschauung bestätigen. Gelegenheiten zum Fang waren also sicher häufiger gegeben als bei *Arenicola*. *Nereis succinea* baut zwar ebenfalls Gänge im Boden (G. Hartmann-Schröder, briefl.), doch ist offenbar nicht bekannt, ob diese Art in dem beschriebenen Verhalten mit *N. diversicolor* vollkommen übereinstimmt.

Auf der Suche nach Polychaeten — wie auch Strandkrabben — strichen die Seeschwalben langsamen Fluges einige Meter hoch über der Wattoberfläche, von Zeit zu Zeit rüttelnd und nach unten spähend. Hatten sie einen Wurm entdeckt, so flogen sie augenblicklich noch etwas höher hinauf, um dann nach scharfer Schwenkung im Gleitflug herunterzukommen. Hierbei streckten die Vögel ihren Schnabel gerade nach vorne

und schlugen ihn erst im letzten Augenblick über dem Beutetier nach unten, wobei dieses erfaßt und mitgenommen wurde. Beide Seeschwalbenarten verhielten sich in dieser Hinsicht ganz gleich.

Das Gleitflugmanöver verlief nicht immer ohne Bodenberührung: Einige der mit Polychaeten zum Nest zurückkehrenden K. hatten gelegentlich Schlick am Schnabel, und ihr Brustgefieder war naß und leicht beschmutzt.

Andere Beutetiere

Bei den meisten der weniger häufig verfütterten Meerestiere konnte ich nicht beobachten bzw. aus dem Verhalten der Seeschwalben schließen, wo und auf welche Weise sie den Vögeln zur Beute fielen. Dies galt z. B. für den Wittling (*Merlangus merlangus*), den Stint (*Osmerus eperlanus*) und den Steinpicker (*Agonus cataphractus*). Bei *Gobius* wie auch bei den Tintenfischen (*Allotheutis*) hatte ich den Eindruck, daß sie nicht im eigentlichen Watt, sondern in der Harle gefangen wurden, die Tintenfische z. B. an Buhne H.

Bemerkenswert sind die beiden Nachweise vom Flußbarsch (*Perca fluviatilis*). In den mehrfach erwähnten Beifanguntersuchungen der Bundesforschungsanstalt für Fischerei, die von 1954 bis 1960 an 12 deutschen Küstenorten durchgeführt wurden, konnten insgesamt nur drei (!) Flußbarsche gefangen werden: Im August 1956 wurden diese drei Exemplare von 4 bis 18 cm Länge am Sillenser Deich erbeutet.

Der Barsch dringt also sehr selten ins Wattenmeer ein. In den Brackwassertümpeln des Wangerooger Innengrodens kommt er nach Angaben kundiger Inselbewohner und eigenen Beobachtungen sicher nicht vor. Die beiden Jungbarsche (einer war 7,6 cm lang, der andere ungefähr gleichgroß) wurden am 20. 6. 1964 im Abstand von 48 Minuten an ein und demselben F.-Nest verfüttert. Vermutlich hatten die Vögel die Barsche in einem Süßwasserlauf oder -teich auf dem Festland gefangen.

Die Beobachtungen fielen übrigens in den Zeitraum von $^3/_4$ bis $1^1/_2$ Stunden nach Hochwasser, in dem die Fangmöglichkeiten für viele wichtige Beutetiere im allgemeinen noch stark herabgesetzt sind. Dies könnte die Seeschwalben eher dazu veranlaßt haben, bei der Nahrungssuche größere Strecken zurückzulegen.

VII. Beziehungen zur menschlichen Fischerei

Im Aktionsbereich der Wangerooger Seeschwalben sind überwiegend die Krabbenkutter von Carolinensiel/Harlesiel tätig. Es handelt sich um 10—20 Fahrzeuge, die aber nicht immer gleichzeitig im Einsatz sind.

Für die Seeschwalben ergeben sich folgende Fangmöglichkeiten: Durch die Tätigkeit der Schiffsschraube werden Meerestiere hochgewirbelt. Beim Hochziehen der Netze gelangen kleinere Tiere durch die Maschen nach außen und fallen zurück. Auch werden beim Sieben und Kontrollieren der heraufgeholten Garnelen und sonstigen Meerestiere häufig zu kleine, für Speisezwecke unbrauchbare oder schonungsbedürftige Fische wieder über Bord geworfen.

Der Fang ist kaum gezeitenabhängig. Nur um Hochwasser sind die „Krabbenfischer" weniger oder gar nicht tätig. Diese Stunden fallen dann allerdings in den Zeitraum, in dem für die Seeschwalben auch die übrigen Fangmöglichkeiten eingeschränkt sind.

Beobachtungen zum Verhalten der Vögel konnte ich während der Teilnahme an vier Fangfahrten von jeweils $1\frac{1}{4}$—$1\frac{1}{2}$ Stunden Dauer in den Gewässern um Wangeroog, insbesondere im Harlebereich machen.

Im Zeitraum vor dem Fang, in dem der Kutter mit hochgezogenen Netzen fuhr, und während des eigentlichen Fanges flogen häufig einzelne F. locker verteilt hinter oder neben dem Kutter her. Dabei stießen sie gelegentlich ins Kielwaser hinab. Sobald jedoch die Netze hochgezogen und im Wasser sichtbar wurden, konzentrierten sich die Vögel sofort auf diese Stellen. Beim Hieven der Hamen versuchten einzelne F. heftig, im Fliegen Fische durch die Maschen herauszuziehen. Dies gelang ihnen aber nur selten. Das gleiche geschah beim erneuten Herablassen der Netze, in deren Maschen oft noch einzelne Fische mit den Kiemen hängengeblieben waren. Über Bord geworfene Fische wurden — sofern sie nicht zu groß waren — gelegentlich bereits in der Luft von den Seeschwalben aufgefangen. Die meisten Meerestiere fielen aber ins Wasser. Bei ihrer Erbeutung waren die Silbermöwen entschieden erfolgreicher. Es schien, als scheuten sich die Seeschwalben, zwischen die Möwen hinabzustoßen. Die meisten der über Bord geworfenen Fische waren auch für jene zu groß.

Bei allen vier Fahrten folgten dem Kutter jeweils 5—25 F. und 10—30 Silbermöwen. Die Anzahl richtete sich nach den jeweiligen Fangmöglichkeiten. Auf einer der Fahrten beteiligte sich auch eine K. am Fang, die ebenfalls einmal einen Fisch aus der Luft aufschnappte sowie hinter und neben dem Kutter ins Wasser hinabstieß. Dieselbe K. (kenntlich an einem weißen Stirnfleck) folgte auch bei einer zweiten Fahrt einige Stunden später. Hierbei sah ich dann noch eine weitere K., die einen schwimmenden Jungvogel mit Beute fütterte, die sie möglicherweise während des Mitfliegens gefangen hatte.

Die Fischerei hatte offenbar in den Gewässern um Wangeroog für die F. nur geringe, für die K. so gut wie keine Bedeutung. Die Zahl der Seeschwalben war niedrig gegenüber der der Möwen, die jenen als Konkurrenten überlegen waren.

Nur wenige Autoren berichten über die direkten Beziehungen der Seeschwalben zur Fischerei und zur Schiffahrt. Spärliche Angaben finden sich bei Nicholson (1930), Rathborne (1936), Rhumbler (1938), Palmer (1941) und Madge (1965). In den Angaben ist nur wenig über das Verhalten der Seeschwalben gesagt. Artspezifische Unterschiede lassen sich daraus leider nicht ableiten. Die Wangerooger Beobachtungen bedürfen daher der Bestätigung aus anderen Gebieten, in denen beide Arten gemeinsam vorkommen.

VIII. Diskussion der Ergebnisse zum Nahrungserwerb

Das Hauptziel der ausführlichen Behandlung auch des Nahrungserwerbs war es, Unterschiede zwischen beiden Seeschwalbenarten aufzudecken bzw. festzustellen, wo die Gemeinsamkeiten liegen.

Fassen wir noch einmal zusammen: Die hydrographischen und biologischen Voraussetzungen für den Nahrungserwerb sind natürlich für beide Arten dieselben. Dies war eigentlich die Vorbedingung für unsere Untersuchungen. Die Fangplätze waren weitgehend identisch, aber die K. suchte ihre Nahrung häufiger im Watt und seltener über der offenen See als die F. Ihr Aktionsradius war offenbar etwas kleiner. Auch im Verhalten bei der Nahrungssuche bestanden geringe Unterschiede: Die K. zeigte eine etwas größere Neigung, ihre Nahrung durch kurzes Hinabstoßen auf die Wasseroberfläche unter Eintauchen des Schnabels oder durch Aufnahme vom Boden zu erwerben. Die F. übte das Stoßtauchen entsprechend häufiger aus. Diese Art zeigte auch eine stärkere Bindung an die menschliche Fischerei. In der Abhängigkeit des Nahrungserwerbs von den Gezeiten, der Tageszeit und dem Wetter ergaben sich wieder weitgehende Übereinstimmungen.

Betrachten wir nun noch einmal die Ergebnisse der Untersuchungen zum Nahrungsverbrauch: Sie bestehen im wesentlichen in der Feststellung, daß die K. einen erheblich höheren Krustazeenbedarf hatte als die F. bzw. daß diese mehr Fische fing. Bestimmt nun der höhere Krustazeenanteil primär die Lage der Fangplätze und die Art der Nahrungsaufnahme, oder resultiert aus einem bestimmten Fangverhalten — der Aufnahme der Nahıung unmittelbar von der Substratoberfläche — notwendigerweise eine erhöhte Aufnahme von Krustazeen?

Gerade die Krustazeen sind es, deren wichtigste Fangplätze im eigentlichen Watt östlich und südöstlich der Insel lagen und die zum größten Teil unmittelbar von der Boden- oder Wasseroberfläche aufgenommen wurden. Nun gehören gerade auch die Polychaeten zu den Beutetieren, die sich fast ausschließlich auf der freien Wattoberfläche aufhalten. Dennoch war ihr Anteil an der Gesamtnahrung bei beiden Seeschwalbenarten auf Wangeroog nahezu gleich hoch, vielleicht sogar bei der F. ein wenig höher: Dies spricht für eine gewisse Vorliebe der K. für Krustazeen.

Nach der Literatur sind Krustazeen in einem sehr großen Teil des Verbreitungsgebietes der K. die bevorzugte Nahrung. Die Vorliebe der Wangerooger K. und vielleicht auch derer von Norderoog, die nach Dircksen (1932) besonders häufig Strandkrabben fangen, könnte damit in einem ursächlichen Zusammenhang stehen. Andererseits sind aber auch die Lite-

raturangaben zur Nahrungsaufnahme unmittelbar von der Substratoberfläche bei der K. zahlreicher. Dies gilt nicht nur für die Aufnahme von Krustazeen, sondern auch von Insekten und Würmern.

Die Beobachtungen von Wangeroog und gewisse Literaturangaben sprechen also sowohl für eine Vorliebe der K. für Krustazeen als auch für ein bevorzugtes Fangverhalten, die Aufnahme der Beutetiere von der Substratoberfläche. Entsprechendes — eine größere Vorliebe für Fische und für das Tauchen — ist danach auch für die F. anzunehmen.

Nach den Beobachtungen auf Wangeroog und nach der Literatur haben — trotz der genannten mehr graduellen Unterschiede — beide Seeschwalbenarten sämtliche wichtigen Formen des Beuteerwerbsverhaltens gemeinsam. Hawksley (1957) hält die K. für anpassungsfähiger, weil sie nach der Literatur häufiger Insekten in der Luft und vom Boden fangen soll als die F. Dies trifft meines Erachtens wohl nur für die Aufnahme vom Boden zu. Es finden sich genügend Literaturangaben, in denen der Insektenfang im Flug auch für die F. beschrieben wird (Bent, 1921; Bergman, 1939; Palmer, 1941; Knopfli, 1956).

Eher möchte ich mich Hawksleys Meinung anschließen, daß die K. möglicherweise vom Wasser weniger abhängig sei als die F.: Ich habe bereits versucht, auf Grund der zugänglichen Literaturangaben eine vorläufige Antwort auf die Frage nach der Anpassungsfähigkeit beider Seeschwalbenarten zu geben. Schreibt man danach der F. eine stärkere Bindung an Fische zu, so ist dies gleichbedeutend mit einer größeren Abhängigkeit der Art vom Wasser. Das häufigere Stoßtauchen der F. könnte aber auch darauf zurückzuführen sein, daß die Art besonders an Süßwasser angepaßt ist — dieses ist nicht in so hohem Maße durch Wellengang und Trübung „gesperrt" —, während die K. als arktisches und pelagisches Tier eine gewisse Anpassung an die Ernährungssituation in der Arktis — Beute unmittelbar an der Wasseroberfläche — erworben hat. Diese Eigentümlichkeiten wären dann bis zu einem gewissen Grade auch an den deutschen Küstenbrutplätzen beibehalten worden (siehe auch die Ausführungen auf S. 115).

Literaturangaben, die darauf hinweisen, daß die F. stärker an das Süßwasser als Nahrungsraum angepaßt ist als an die See, konnte ich nicht finden. In Europa liegen gegenwärtig wohl die meisten Brutplätze der Art an Meeresküsten. Zumindest in Deutschland war dies aber früher nicht der Fall (siehe S. 117). Umgekehrt ist aber offensichtlich auch die K. nicht auf das Meer als Nahrungsraum besonders angewiesen, obwohl sie seltener das Süßwasser als Biotop wählt als die F. Sehr viele Beobachter sahen, wie K. ihre Nahrung aus dem Süßwasser erbeuteten.

C. Der Einfluß der Ernährung auf die Brutbiologie

I. Vorbrutzeit, Eiablage und Gelegegröße

1. *Die beobachteten Schwankungen*

a) Der Verlauf von Vorbrutzeit und Eiablage

1962

Die Besetzung der Brutgebiete erfolgte in diesem Jahre sehr zögernd. Die Zahl der Seeschwalben, die sich an den Brutplätzen aufhielten (am 2. 5. erst drei Exemplare), nahm nur langsam zu und erreichte am 9. Mai ein vorläufiges Maximum von höchstens 1000 Vögeln beider Arten. Diese Zahl wurde während des ganzen Monats kaum jemals überschritten; oft jedoch war sie sehr viel niedriger.

Das erste Ei der F. wurde am 13. Mai gefunden, das nächste am 16. Am 18. 5. waren fünf Eiergelege der K. vorhanden. Am 27. Mai gab es bei beiden Arten erst etwa 25 Gelege, wovon die Mehrzahl der K. angehörte. Die erste Übernachtung im Brutgebiet erfolgte — falls überhaupt schon im Mai — erst gegen Ende des Monats. Eine hohe Flut am 31. Mai vernichtete die wenigen bereits vorhandenen Gelege. Die Koloniebesetzung und erneute Eiablage im Juni geschah wiederum nur zögernd. In der ersten Junidekade waren immer nur einige hundert Seeschwalben vorhanden. Unter den wenigen Gelegen waren die der K. zahlreicher. Am 13. 6. hatten die meisten K. ihre Eier abgelegt, die meisten F. jedoch immer noch nicht (!). Dies geschah aber dann in den nächsten drei Tagen.

Das erste Junge der K. schlüpfte am 20. oder 21. Juni. Es schritten etwa 380 Paare der F. und 300 Paare der K. zur Brut.

1963

Am 28. April ließen sich bereits etwa 20 Vögel beider Arten im Grünland nieder. Obwohl die Anzahl der Brutvögel noch lange nicht vollständig war, blieben in der Nacht vom 30. April auf den 1. Mai oder vom 1. auf den 2. Mai bereits erstmals mehrere hundert Exemplare an den Brutplätzen. Von nun an übernachteten die Vögel ständig fast geschlossen in der Kolonie. Am 6. 5. hielten sich abends etwa 1000 Seeschwalben an den Brutplätzen auf; ihre Zahl stieg in den folgenden Tagen noch weiter an.

Ein Zweiergelege der F. wurde am 8. Mai entdeckt. Mithin war das erste Ei spätestens am 7. Mai abgelegt worden. Am 8. wurden insgesamt bereits sechs Gelege der Art gefunden. Am 10. fand ich das erste Ei der K. Die Eiablage erfolgte dann bei beiden Arten innerhalb weniger Tage. Spätestens am 16. Mai war die Anzahl der vorhandenen Gelege nicht mehr zu überblicken.

Am 30. Mai schlüpfte das erste Küken der F. und am folgenden Tage das erste der K. Zur Brut schritten 600—650 Paare der F. und 400—420 Paare der K.

1964

Schon am 22. April ließen sich abends etwa 25 F. im Grünland nieder. Am 24. April saßen dort bereits über 100 Vögel beider Arten, am 26. beim Mittaghochwasser etwa 175. Die Zahl der Seeschwalben nahm nun zwar stetig, aber nur noch langsam zu, und dieses Anwachsen ließ sich bald nur noch schwer verfolgen.

Bereits am 6. Mai fand ich ein Zweiergelege der F.; das erste Ei dieser Art war also spätestens am 5. 5. abgelegt worden. Am 7. folgten fünf weitere Gelege, am 8. Mai das erste der K. Der weitere Verlauf der Eiablage glich dem des Vorjahres.

Das erste Küken der F. schlüpfte am 31. Mai, das erste der K. am 2. Juni. Es brüteten 400—450 Paare der F. und etwa 380 Paare der K.

Im Gegensatz zum Vorjahre übernachteten die Vögel lange Zeit nicht in der Kolonie, sondern am Wattrand. Von Anfang bis Mitte Mai stellte ich dies an jedem Abend im Dunkeln fest. Die Brutplätze wirkten dann wie ausgestorben.

An einigen Abenden kontrollierte ich bisher bebrütete Gelege: Sie waren zum Teil kalt, zum Teil noch lauwarm. Gelegentlich rüttelte eine F. über mir, doch blieb ungewiß, ob die zugehörigen Gelege die ganze Nacht über bebrütet wurden oder nicht. Noch bei einer Kontrolle am 14. Mai um 21.45 Uhr (34 Minuten nach Ende der „Bürgerlichen Dämmerung") waren kaum Seeschwalben im Grünland, auch solche nicht, die bereits Gelege hatten. Die Übernachtung erfolgte dann erst ganz allmählich. Ich konnte nicht feststellen, wann schließlich das Gros ständig nachts an den Brutplätzen geblieben ist.

Daß auch späterhin wenigstens die F. über Nacht nicht ausdauernd brüteten, zeigten Beobachtungen während der Nacht vom 29. auf den 30. Mai: Einige F. ließen ihre Eier während mehrerer Nachtstunden (maximal fünf Stunden) unbedeckt. Leider konnte ich nicht nachprüfen, ob K. sich ähnlich verhielten.

1962 zogen sich also Vorbrutzeit und Eiablagebeginn sehr stark in die Länge. Die Zahl der Brutpaare war gering. 1963 war die Vorbrutzeit viel kürzer, die Vögel übernachteten frühzeitig an ihren Brutplätzen, und beide Arten legten synchron innerhalb weniger Tage Mitte Mai ihre Eier ab. Es brüteten bei beiden Arten, vor allem bei der F., wesentlich mehr Paare als im Vorjahre. Im Verlauf von Vorbrutzeit und Eiablage glich das Jahr 1964 — abgesehen von der besonders frühzeitigen Rückkehr der Vögel — sehr dem Vorjahre; jedoch übernachteten die Vögel in der ersten Maihälfte überwiegend außerhalb der Brutplätze und später nur zögernd in der Kolonie. Die Zahl der Brutpaare war außerdem geringer als im Vorjahre, vor allem bei der F.

Bei einer Übersicht über Koloniebesetzung und Brutbeginn der Seeschwalben in den drei Jahren fallen einige Unterschiede zwischen beiden Arten auf: Das Gros der K. traf etwas später an den Brutplätzen ein als die F. Das erste Ei wurde bei der K. ebenfalls etwas später abgelegt. Allerdings war die Brutdauer bei dieser Art etwas kürzer, denn zwischen der Ablage der ersten Eier beider Arten lag immer eine größere Zeitspanne als zwischen dem Schlüpfen der ersten Jungen.

Nach Großkopf (1959) legen die K. zeitlich stärker zusammengedrängt als die F. Obwohl beide Arten im Jahre 1962 starke Verzögerungen in der Eiablage zeigten, fiel mir dies damals besonders auf. In diesem Jahre war außerdem die Zahl der K.-Gelege im Verhältnis zur Anzahl der Brutpaare immer relativ höher als bei der F. Nur bei der K. schlüpften in diesem Jahre Junge.

Humphreys (1923) berichtet von einer englichen Seeschwalbenkolonie, in der beide Arten in einem Jahre in der Anzahl der Brutpaare gegenüber früher zurückgegangen waren und ein unstetes Verhalten zeigten. In diesem für die Vögel sehr ungünstigen Jahre brüteten die K. eher als die F., obwohl es sonst dort umgekehrt gewesen sein soll. Bei der F. war die Eiablage verzögert, bei der K. hingegen wie in früheren Jahren. Humphreys vermutet, daß in dem genannten Jahre Nahrungsmangel herrschte. Er meint, daß die K. als die sehr weit nördlich bis in die Arktis vordrin-

gende Art von Natur aus die härtere sei, deren Fortpflanzungssystem möglicherweise weniger beeinträchtigt werde. Diese Beobachtung stammt allerdings nur aus einer sehr kleinen Seeschwalbenkolonie.

Erwähnenswert ist wohl auch, daß auf Wangeroog die Schwankungen der Brutpaarzahlen bei der F. stärker waren als bei der K. (F. 1962—64: etwa 380, 600—650 und 400—450; K. 1962—64: etwa 300, 400—420 und etwa 380). Offenbar wurde die F. von den Faktoren, die für Schwankungen im Brutbeginn verantwortlich waren, stärker beeinflußt als die K.

b) Die Gelegegröße

Über das Ergebnis der Untersuchungen zur Gelegegröße und die beobachteten Schwankungen unterrichten die Tabellen 13 und 14.

Tabelle 13 Die Gelegegröße der Flußseeschwalbe

Jahr	Zeitraum der Untersuchung	Gelege	Eier	Einergelege	Zweiergelege	Dreiergelege		Eier je Gelege
1962	16.—22. 6.	236	473	47	141	48	—	2.00
1963	26. 5.	220	632	2	24	194	—	2.87
1964	30./31. 5.	182	509	2	35	143	2	2.79
1962–64		638	1614	51	200	385	2	2.53

Tabelle 14 Die Gelegegröße der Küstenseeschwalbe

Jahr	Zeitraum der Untersuchung	Gelege	Eier	Einergelege	Zweiergelege	Dreiergelege	Dreiergelege in der ganzen Kolonie	Eier je Gelege
1962	11.—22. 6.	208	336	80	128	—	—	1.62
1963	27. 5.	210	469	10	141	59	mind. 102	2.23
1964	30./31. 5.	172	346	19	132	21	höchst. 30	2.01
1962–64		590	1151	109	401	80		1.95

2. *Die Ursachen*

Um die Bedeutung des Wetters für die beobachteten Schwankungen zu untersuchen, habe ich die Angaben der Klimahauptstation Wangeroog des Wetteramtes Bremen hinzugezogen (Abb. 20). Die Unterlagen beruhen auf Messungen und Schätzungen, die dreimal täglich, morgens, mittags und abends, durchgeführt werden. Das von der Wetterwarte angegebene jeweilige Temperaturtagesmittel (Thermometer in 2 m Höhe über dem Erdboden) wird errechnet aus der Summe von vier Werten — den drei Werten eines Tages, dessen letzter doppelt genommen wird —, geteilt durch vier. Die Tagesmittel von Bewölkungsmenge und Windstärke werden dagegen aus der Summe der drei Werte eines Tages, geteilt durch drei, errechnet. Bei den Angaben für Temperatur, Bewölkungsmenge und Windstärke in Abbildung 20 handelt es sich um den Mittelwert aus den Tagesmitteln von je fünf Tagen (Pentaden), bei der Niederschlagsmenge dagegen um die Summe aller in diesen fünf Tagen gefallenen Niederschläge.

Vergleichen wir nun die Witterung in den Jahren 1962 und 1963 miteinander, in denen sich Anzahl der Brutpaare, Dauer der Vorbrutzeit, Beginn und Verlauf der Eiablage und Gelegegröße der Seeschwalben so außerordentlich stark voneinander unterschieden.

Am wichtigsten war wohl der Zeitraum vom 1. bis 15. Mai, da in den Jahren 1963 und 1964 — mehr oder weniger „normalen" Jahren — die Besetzung der Kolonie und der Beginn der Eiablage in diesen Zeitraum fielen. Die Temperaturunterschiede zwischen den beiden Jahren 1962 und

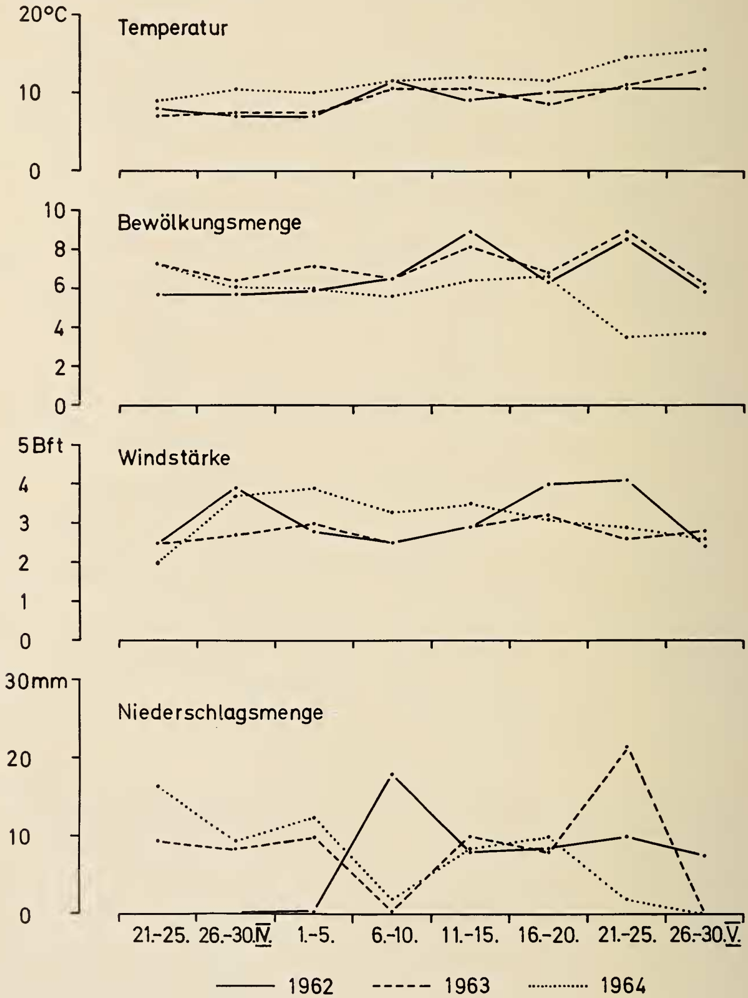


Abb. 20: Die Witterung im Zeitraum vom 21. April bis 30. Mai der Jahre 1962—1964. Angabe der Bewölkungsmenge nach einer zehnteiligen Skala (0 = wolkenlos bis 10 = völlig bedeckt). Weiteres im Text.

1963 waren sehr gering. Sie werden sicher nicht für die großen Verschiedenheiten im Verhalten der Seeschwalben verantwortlich gewesen sein. Diese blieben aber auch im Zeitraum vom 16. bis 25. Mai erhalten, obwohl auch dann die Durchschnittstemperaturen in beiden Jahren nahezu gleichhoch waren. Im entscheidenden Zeitraum wichen auch Windstärke und Bewölkungsmenge in beiden Jahren nur wenig voneinander ab. Die Unterschiede in der Niederschlagsmenge dürften wenig Einfluß gehabt haben, da der Regen nicht gleichmäßig über den ganzen Zeitraum verteilt, sondern nur an einzelnen Tagen fiel. Man muß also annehmen, daß die Ursachen für die großen Unterschiede im Verhalten der Seeschwalben zu Beginn der Brutperioden 1962 und 1963 nicht bei der Witterung gelegen haben können.

Wie steht es nun mit dem Jahre 1964? Im kritischen Zeitraum lag das Temperaturmittel merklich über dem der beiden Vorjahre. Die Bewölkungsmenge war niedriger als 1962 und 1963, die Windstärke dagegen höher. Die Durchschnittstemperaturen waren auch schon in der letzten Aprildekade höher. Zwar sind diese Unterschiede zu den Vorjahren immer noch recht gering; immerhin kann aber die relativ hohe Temperatur und schwache Bewölkung zu Beginn der Brutperiode 1964 für die sehr frühzeitige Besetzung der Kolonie und die normale Eiablage verantwortlich gewesen sein.

Hingegen erklärt auch die etwas spätere Ankunft der Seeschwalben im Jahre 1962 gegenüber dem folgenden Jahre nicht, weshalb die Vögel ihr Brutgeschäft dann noch weiter hinauszögerten. Der Einfluß der Feinde (Ratten, Igel und Katzen) war zu Anfang noch gering und machte sich auch später nur in bestimmten Kolonieteilen bemerkbar. Die Verzögerung in der Besetzung der Brutplätze und im Verlauf der Eiablage war jedoch eine Allgemeinerscheinung.

Unter allen Faktoren kommt offenbar der Ernährung noch am ehesten Bedeutung zu. Auf den Seiten 31—32 habe ich gezeigt, daß das Jahr 1962 ein „clupeidenarmes" Jahr war. Damals herrschte auch schon zu Anfang der Brutzeit ein gewisser Nahrungsmangel, zumindest aber — wie wir noch sehen werden — ein Mangel an kalorienreicher Nahrung. Dies traf aber auch für das Jahr 1964 zu, in dem Brutbeginn und Verlauf der Eiablage normal waren. Möglicherweise haben sich hier Temperatur und Sonnenscheindauer — entgegengesetzt dem negativen Einfluß der übrigen Faktoren — stimulierend auf das Fortpflanzungsverhalten ausgewirkt. Hingegen kann man die geringere Brutpaarzahl im Jahre 1964 und das Hinauszögern der Übernachtung der Vögel als ein Zeichen werten, daß das Jahr 1964 doch nicht so günstig für die Seeschwalben war wie das vorhergegangene.

Die Gelegegröße beider Arten schwankte auf Wangeroog im gleichen Sinne wie die Besetzung der

Brutkolonie und Beginn und Verlauf der Eiablage: Im Jahre 1962, in dem diese außerordentlich verzögert waren, war auch die Gelegegröße sehr niedrig. In den beiden folgenden Jahren erfolgten die Besetzung der Brutplätze und die Eiablage relativ früh und gleichzeitig. Die Gelegegröße war nun höher; sie war außerdem in beiden Jahren nahezu gleichhoch. Im Jahre 1964 war aber bei der K. die Anzahl der Dreiergelege gegenüber dem Vorjahre wesentlich geringer.

Man muß wohl wegen dieser gleichsinnigen Schwankungen nach einer Beziehung zwischen Beginn und Verlauf des Brutgeschäftes einerseits und der Gelegegröße andererseits suchen bzw. dieselben Faktoren verantwortlich machen. Die Witterung kam für die Unterschiede in der Gelegegröße der Jahre 1962 und 1963 nicht in Betracht, da zwischen dem 5. und 19. Juni 1962 (dem Zeitraum der Haupteiablage und der Registrierung der Gelegegröße) höhere Temperaturmittel sowie geringere Bewölkungsmengen und Windstärken festgestellt wurden als im entsprechenden Zeitraum vom 16. bis 30. Mai 1963 (nicht abgebildet). Die Witterung kann jedoch einen günstigen Einfluß auf die Eizahl im Jahre 1964 gehabt haben.

Vermutlich hat sich ein Einfluß der Ernährung im Jahre 1962 direkt über die Gonaden auf die Gelegegröße ausgewirkt, derart, daß die Vögel weniger Eier erzeugen konnten als gewöhnlich. Dieser Einfluß kann aber auch indirekt durch die Verzögerung des Eiablagebeginns auf eine Rückbildung der Gonaden bzw. ihrer Produkte hingewirkt haben. Wahrscheinlich waren beide Mechanismen wirksam.

3. *Diskussion der Ergebnisse*

Über die Ursachen für Schwankungen in der Besetzung der Brutplätze, in Beginn und Verlauf der Eiablage, der Zahl der Brutpaare und der Gelegegröße herrschen sehr verschiedene Ansichten.

Manche Autoren sind der Meinung, daß die Witterung bei der Besetzung der Brutkolonie und im Zeitpunkt und Verlauf der Eiablage eine große Bedeutung hat (Lack, 1933; Austin, 1934, 1944; Goethe, 1939). Gegenteiliger Ansicht sind jedoch Bergman (1939), v. Haartman (1945) und Belopolskii (1957). Nach Großkopf (1959), der ebenfalls im Gebiet Wangeroog-West untersucht hat, ist der Eiablagebeginn der K. weitgehend witterungsunabhängig.

In manchen Fällen bleibt ungewiß, ob ein direkter Einfluß der Temperatur oder ein indirekter auf dem Umweg über die Nahrung auf die Vögel eingewirkt hat (Einfluß tiefer Wassertemperaturen und starker Winde auf den Beutetierbestand).

Nahrungsmangel als Ursache für eine Verzögerung im Beginn und Verlauf der Eiablage wird von Lack (1933), Austin (1934), Seligman & Willcox (1940) und Marshall (1942) vermutet. Diesen Angaben liegen aber leider keine sicheren Anhaltspunkte in Form von Beobachtungen zum Nahrungserwerb oder zum Beutetierbestand zugrunde.

Nach Rittinghaus (1962, 1966) kommt dem Nahrungsangebot für Schwankungen in der Brutpaarzahl sicher große Bedeutung zu.

Cullen (1956) hält das Wetter in seinem direkten oder indirekten Einfluß auf die Verfügbarkeit der Nahrung für verantwortlich für die von ihm gefundenen

Schwankungen in der Gelegegröße der K. Manche Autoren geben die Verzögerung des Brutbeginns als Ursache für eine geringe Gelegegröße an (so Drury, 1960, für die K.). Coulson & White (1961) fanden bei der Dreizehenmöwe auch eine Abhängigkeit vom Alter der Vögel: Erstbrüter hatten kleinere Gelege.

Nach Belopolskii (1957) bestehen bei der Dreizehenmöwe und anderen Arten direkte Beziehungen zwischen den Ernährungsbedingungen und der Gelegegröße. So gingen weniger spezialisierte Seevogelarten (darunter außer der Dreizehenmöwe vermutlich auch die K.) in einem Jahre, als der Hering ungewöhnlich spärlich war, auf Krustazeennahrung über. Als Folge wurde bei verschiedenen Seevögeln u. a. eine geringere Eizahl im Gelege beobachtet.

Die Wangerooger Befunde haben hierzu folgendes beigetragen: Die Witterung war — wenigstens in den beiden Brutperioden 1962 und 1963 — nicht für die großen Unterschiede im Verlauf von Koloniebesetzung und Eiablage und in der Gelegegröße verantwortlich. Andere Faktoren, außer dem Mangel an geeigneter Nahrung, konnten kaum in Betracht gezogen werden. Für diesen sprechen jedoch Beobachtungen zur Ernährung der Seeschwalben (S. 31 ff.) und zur Jungenaufzucht (S. 81 ff.).

II. Die Jungenaufzucht

1. *Die Fütterungshäufigkeit*

a) Die Beziehung zur Qualität der Nahrung

In Tabelle 15 ist die Anzahl der Fütterungen je Jungvogel und Stunde nach der auf S. 54 beschriebenen Methode für beide Seeschwalbenarten und die einzelnen Jahre getrennt berechnet. Die meisten Sturmtage, wie der 5. und der 8. Juli 1964, wurden bei dieser Berechnung außer acht gelassen.

Tabelle 15 Übersicht über die Fütterungshäufigkeit je Jungvogel und Stunde bei beiden Seeschwalbenarten

Jahr	Anzahl der Fütterungen je Jungvogel		Anzahl der Beobachtungsstunden		Anzahl der Fütterungen je Jungvogel und Stunde	
	Flußseeschwalbe	Küstenseeschwalbe	Flußseeschwalbe	Küstenseeschwalbe	Flußseeschwalbe	Küstenseeschwalbe
1962	—	24,50	—	22,00	—	1,11
1963	84,32	126,00	98,50	99,25	0,86	1,27
1964	72,82	192,50	88,25	93,25	0,83	2,07
Summe bzw. Mittel	157,14	343,00	186,75	214,50	**0,84**	**1,60**

D i e K. f ü t t e r t e a l s o i h r e J u n g e n f a s t d o p p e l t s o h ä u f i g w i e d i e F.!

Für 1962 lag bei der K. nur wenig Material vor; bei der F. fehlte es ganz. Die Anzahl der Fütterungen je Jungvogel und Stunde war bei der K. im Jahre 1962 am geringsten. Hierbei muß man die Spärlichkeit des Materials für diesen Zeitraum berücksichtigen; vielleicht lag auch ein echter Nahrungsmangel vor.

Welche Ursachen sind nun für die jährlichen Schwankungen in der Fütterungshäufigkeit, die allerdings nur bei der K. beobachtet wurden, verantwortlich?

Man muß zunächst vorausschicken, daß im Jahre 1963 kein Nahrungsmangel herrschte, der vielleicht die K. stärker betroffen hätte als die F. Verschiedene Beobachtungen zum Nahrungserwerb und zur Brutbiologie (z. B. der Jungensterblichkeit, siehe unten) zeigten, daß das Jahr 1963 im Hinblick auf die Ernährungslage sogar außerordentlich günstig war. Man kann also nicht die Fütterungshäufigkeit im Jahre 1964 als „normal" einer durch Nahrungsmangel reduzierten Fütterungsfrequenz im Jahre 1963 gegenüberstellen.

Es liegt nahe, die höhere Fütterungshäufigkeit der K. im Jahre 1964 auf den höheren Anteil an Wirbellosen, vor allem Krustazeen, in der Nahrung zurückzuführen. Es galt daher, zu untersuchen, inwieweit sich Jungfische der Clupeiden und Krustazeen hinsichtlich ihres Kaloriengehaltes voneinander unterscheiden.

Bereits eine oberflächliche Untersuchung von Clupeiden und *Carcinus* bzw. *Crangon* läßt U n t e r s c h i e d e i m F l e i s c h a n t e i l erkennen: Bei Clupeiden ist dieser gegenüber den Hartteilen (Skelett) sehr viel größer als bei *Crangon* und vor allem *Carcinus*. Ludorffs (1960) Angaben (Tabelle 16) zeigen, daß der „Abfallanteil" bei *Crangon* wesentlich höher ist als bei Clupeiden. Zwar verdauen Seeschwalben in der Regel Gräten und Panzer mit (wohl mit Ausnahme des Chitins), werden diese jedoch im Betriebsstoffwechsel weniger ausnutzen können.

Bei der Garnele liegt die Ursache für den geringeren Nährwert vor allem auch in ihrer g e r i n g e r e n G r ö ß e. Nach S. 20 beträgt das Durchschnittsgewicht der verfütterten Garnelen etwa ein Drittel von dem der Clupeiden. Das gleiche gilt auch für die Polychaeten, die im übrigen wahrscheinlich leichter verdaulich sind.

Darüber hinaus bestehen auch U n t e r s c h i e d e i m F e t t g e h a l t von Clupeiden und Krustazeen. Untersuchungen zum Kalorien- und besonders Fettgehalt von Heringen und Sprotten liegen zahlreich vor, jedoch fast nur von Marktware und kaum von Jungfischen. „Spitzen" (kleine Heringe überwiegend im ersten Lebensjahr) sollen einen geringeren Fettgehalt haben als die marktfähigen Heringe.

In diesem Zusammenhang ist es von Interesse, daß die Sprotte, die offenbar von den Seeschwalben genau so häufig wie der Hering verdüttert wurde, wesentlich kleiner ist als dieser. Nach Ludorff (1960) sind auf dem Markt erhältliche Sprotten im allgemeinen nur 9—12 cm lang. Die Maximallänge beträgt nach Stresemann (1961) 17 cm und beim Hering 36 cm. Das heißt aber, daß Sprotten von gleicher Länge wie Heringe im allgemeinen besser entwickelt sein werden als diese — so sammelte ich bei den Seeschwalben eine laichreife Sprotte von 10,3 cm Länge — und demnach wohl auch einen höheren Fettgehalt aufweisen. Nach Tabelle 16 ist für Hering und Sprotte im Gegensatz zur Garnele vor allem der höhere Fett- und damit Kaloriengehalt kennzeichnend, der vermutlich auch bei den Jungfischen, vor allem bei der Sprotte, noch über dem der Garnele liegen dürfte.

Tabelle 16 Angaben zur Zusammensetzung von Fischwaren (nach Ludorff, 1960)
100 g eingekaufte Ware enthalten in g:

	Abfall	H_2O	NaCl	Eiweiß	Fett	Kalorien
Deutscher Nordseehering	26	47	1	13	13	174
Sprotte	40	37	1	10	12	153
Garnele, gekocht	66	24	1,4	8	1	42

Für die Strandkrabbe liegen leider keine Fettgehaltsbestimmungen vor, sondern lediglich Analysen, die den Aschegehalt und damit den Anteil im Betriebsstoffwechsel wenig nutzbarer Bestandteile angeben. Nach Vinogradov (1953) betrug der Aschegehalt eines Herings 2,21 % vom Frischgewicht, bei einer Sprotte 2,37 %. Bei zwei *Crangon* lagen die entsprechenden Werte bei 5,04 und 4,07; bei zwei *Carcinus* betrugen sie 10,02 und 14,5 %. Bei frischgehäuteten Strandkrabben, die ja nach Dircksen (1932) und eigenen Beobachtungen am häufigsten von den Seeschwalben gewählt werden, dürfte der Ascheanteil geringer und dafür der Wassergehalt höher sein.

Im Jahre 1964 war der Wirbellosenanteil in der Nahrung beider Arten bedeutend höher als im Vorjahre. Bei der K. verhielt er sich nach Tabelle 5 von 1963 zu 1964 wie 1 zu 1,7. Das Verhältnis der Fütterungsraten beider Jahre war nach Tabelle 15 entsprechend, nämlich 1 zu 1,6. Bei der F. verhielten sich die Wirbellosenanteile sogar wie 1 zu 4,6. Die Fütterungsraten blieben sich jedoch in beiden Jahren gleich.

In Tabelle 17 ist die Fütterungshäufigkeit je Jungvogel und Stunde für die drei wichtigen Beutetiergruppen Clupeiden, andere Fische und Wirbellose und für die Jahre 1963 und 1964 getrennt angegeben.

Tabelle 17 Übersicht über die Fütterungshäufigkeit je Jungvogel und Stunde bei wichtigen Beutetiergruppen

Jahr	Seeschwalbenart	Clupeiden	andere Fische	Wirbellose
1963	Flußseeschwalbe	0,6	0,1	0,1
	Küstenseeschwalbe	0,5	0,1	0,3
1964	Flußseeschwalbe	0,1	0,2	0,3
	Küstenseeschwalbe	0,1	0,6	1,0

Ergebnis: In der Ernährung der F. zeigte das Jahr 1963 neben einem hohen Clupeidenanteil einen sehr niedrigen Anteil anderer Fische und

Wirbelloser. Dasselbe galt in etwa auch für die K., die aber Wirbellose etwas häufiger verfütterte. Im Jahre 1964 war nun bei beiden Arten der Clupeidenanteil sehr stark abgesunken, dafür war der Anteil anderer Fische und besonders der Wirbellosen höher. Während dies jedoch bei der F. nur zu einem gewissen Ausgleich für den Clupeidenmangel führte, ohne die Fütterungsfrequenz zu steigern, stieg bei der K. gleichzeitig mit dem höheren Konsum von anderen Fischen und besonders Wirbellosen die Fütterungshäufigkeit sehr stark an und übertraf den Vorjahrswert bei weitem.

Aus diesen Unterschieden geht wohl hervor, daß die F. im Gegensatz zur K. im Jahre 1964 Ernährungsschwierigkeiten hatte. Wahrscheinlich war die F. stärker auf Clupeiden angewiesen als die K. und verstand es weniger gut, sich auf andere Fische und besonders Wirbellose umzustellen.

Betrachten wir hierzu Beobachtungen, die ich während ungünstiger Ernährungsbedingungen (Sturm) machen konnte. Es war zu erwarten, daß die genannten Unterschiede unter solchen kritischen Umständen besonders stark hervortreten würden. Die Beobachtungen stammen vom 1. und 8. Juli 1964. Nach Messungen der Außenstation Wangeroog des Wetteramtes Bremen betrug das Tagesmittel der Windstärke (siehe S. 77) am 1. 7. 1964 5,7 und am 8. 7. 1964 6,0 Bft. Nach eigenen Schätzungen lag die Windstärke unmittelbar am Brutplatz der Vögel während der Beobachtungszeit am 1. 7. bei 5—7 (in Böen 8) Bft und am 8. 7. bei (6—) 8 Bft.

Beobachtungen am 1. 7. 1964: Drei Jungvögel der F. (zwei eben flugbar, einer noch nicht) wurden in 15½ Stunden zusammen nur 16mal gefüttert (0,3 Fütterungen je Jungvogel und Stunde). Sie erhielten 12 Stichlinge, einen Plattfisch und einen Sandaal. Zwei Beutetiere blieben unerkannt. Da einer der beiden Altvögel farbmarkiert war, konnte ich die Partner voneinander unterscheiden. Damit kam das Ausscheiden eines Altvogels, etwa durch Tod, als Ursache für die geringe Fütterungshäufigkeit nicht in Betracht. Beide Partner beteiligten sich etwa gleich „häufig" an der Fütterung ihrer Jungen.

Nebenbei konnte ich — wenn auch weniger genau — die Jungvögel anderer Nester beobachten. Ich stellte fest, daß ein 14—16 Tage altes Junges der F. in derselben Beobachtungszeit mindestens 25mal Futter erhielt (mindestens 1,6 Fütterungen je Stunde). Dieser Jungvogel war der einzige des Elternpaares. Drei andere zusammengehörende Jungvögel im Alter von 16—18 Tagen ließen sich aus der Entfernung noch schlechter kontrollieren. Hier konnte ich 21 Fütterungen notieren, aber bei weitem nicht alle erfassen (mehr als 0,5 Fütterungen je Stunde und Jungvogel).

Bei dem Einzelvogel und bei den drei zuletzt genannten wurden Strandkrabben am häufigsten verfüttert; an zweiter Stelle standen Plattfische. Seltener wurden Stichlinge, Seenadeln, Sandaale und Steinpicker gebracht.

Beobachtungen am 8. 7. 1964: Über Unterschiede in der Fütterungshäufigkeit beider Arten habe ich bereits im Abschnitt über den Einfluß des Wetters auf den Nahrungserwerb berichtet (S. 60). Während der Beobachtungszeit dieses Tages sah ich (einschließlich der Fütterungen) bei der F.: 13 Clupeiden, 7 Strandkrabben, 5 Plattfische und einen Polychaeten, bei der K.: 13 Strandkrabben und einen Plattfisch.

Aus den Beobachtungen geht hervor, daß insbesondere Strandkrabben von manchen Paaren beider Arten sehr intensiv verfüttert wurden, während von anderen, die mehr Fische fütterten, zur gleichen Zeit nur sehr wenig herangebracht wurde. Diese Unterschiede übertrafen offenbar diejenigen, die man allein aus den Differenzen im Nährwert der Beutetiere hätte erwarten sollen. Die Fütterungshäufigkeiten lagen zum Teil so weit unter dem Normalen, daß die betreffenden Jungvögel — wie man auch aus ihrem Verhalten erkennen konnte — unter erheblichem Nahrungsmangel litten.

Man fragte sich unwillkürlich, ob es nicht einfacher und leichter für die entsprechenden Altvögel gewesen wäre, ebenfalls Strandkrabben zu fangen wie die anderen. Offenbar ließen dies individuelle und artspezifische Eigenarten nicht zu. Die F. verwandte vermutlich mehr Zeit auf den Fang von Clupeiden bzw. die Nachsuche an den bevorzugten Fangplätzen dieser Fischgruppe. Dort waren aber die Clupeiden im Jahre 1964 spärlich, während auch andere Fischarten bei weitem nicht so zahlreich auftraten bzw. so leicht zu erbeuten waren wie die Clupeiden im Vorjahre. Wahrscheinlich waren letztere auch zu Zeiten ungünstiger Witterungsbedingungen (Sturm) schwieriger zu erbeuten als andere Tiere, besonders Wirbellose.

Ein Teil der F. verstand es wohl besser, sich auf andere Nahrung umzustellen, doch war die Anzahl der Tiere, die sich entsprechend verhielten, geringer als bei der K. Auch schien nur ein Teil der F., die sich umstellten, die Fütterungshäufigkeit zu erhöhen. Dies kann zum Teil an der Schwierigkeit und verlängerten Zeitdauer des Fischfangs, zum Teil auch an einem schwächer entwickelten Brutpflegeverhalten gelegen haben.

b) Die Abhängigkeit von der Anzahl der Nestgeschwister

Nach einer Berechnung der Fütterungshäufigkeit je Jungvogel und Stunde für Einzeltiere und solche mit einem bzw. zwei (nur bei der F.) Nestgeschwistern erhielten Küken der F. je Jungvogel und Stunde:

Einzelvögel: 0,6
zwei Vögel: 0,9
drei Vögel: 0,9

Küken der K.:

Einzelvögel: 2,3
zwei Vögel: 1,5.

Einzeljunge erhielten also bei der F. etwas weniger als Junge, die zu zweit oder zu dritt aufwuchsen, bei der K. erhielten sie jedoch bedeutend mehr. Möglicherweise betrug also die optimale Anzahl der Jungen je Nest bei der F. mindestens zwei, bei der K. jedoch eins. Vielleicht bedarf die F.

zum Füttern einer stärkeren Stimulation als die K., die ihrerseits wegen ihrer hohen Fütterungsfrequenz bei zwei Jungen etwas überfordert ist. Allerdings sah ich im Jahre 1963 auch K.-Paare mit drei kräftigen Jungen. Die Häufigkeit der Fütterungen konnte dabei leider nicht rechtzeitig — d. h. bis zum Auftreten einer Sturmflut, als die Jungen etwa 14 Tage alt waren — kontrolliert werden.

Wie andere Berechnungen ergaben, bewirkte das unterschiedliche Alter der Küken bei beiden Arten keine nennenswerten Differenzen in der Fütterungshäufigkeit.

c) Diskussion der Ergebnisse

Cuthbert (1954) ist offenbar der bisher einzige Seeschwalbenbeobachter, der bewußt eine Berechnung der Fütterungshäufigkeit je Jungvogel und Stunde durchgeführt hat.

Aus Manuels (1931) Angaben, der an sieben Tagen sechs Junge der F. aus drei Nestern beobachtete, läßt sich die Anzahl der Fütterungen je Jungvogel und Stunde zu 1,2 errechnen. Die Angaben Cullens (1956) erlauben ebenfalls eine derartige Berechnung: Ein Einzelvogel erhielt 154mal Futter in 51 Stunden oder 3,0 Fütterungen je Stunde. An einem Nest mit zwei Jungen erhielt jedes 117mal Futter in 60 Stunden und 13 Minuten oder 1,9 Fütterungen je Stunde. Der Einzelvogel bekam also auch hier mehr als jeder der beiden Nestgeschwister. Diese Angaben stimmen recht gut mit den Wangerooger Befunden überein.

Aus den umfangreichen Mageninhaltsbefunden Manuels (1931) läßt sich auch eine Beziehung zwischen Art und Menge der gefressenen Nahrung ableiten: In den Jahren, in denen der Anteil der Insekten — sehr kleiner Tiere mit hohem Anteil unverdaulicher oder schwerverdaulicher Hartteile — in der Nahrung hoch war, war auch die durchschnittliche Anzahl der Beutetiere in den Mägen höher als sonst. Hieraus ist wieder zu ersehen, daß man von einer besonders hohen Anzahl verzehrter Nahrungstiere nicht ohne weiteres auf eine besonders günstige Ernährungslage schließen darf; man muß vielmehr die Qualität der Nahrung berücksichtigen. Gerade das Jahr, in dem der Insektenanteil in der Nahrung besonders hoch war, war nach Manuels Angaben, gemessen an der Anzahl der im Untersuchungsgebiet anwesenden Seeschwalben und gemessen am Bruterfolg, das ungünstigste. Der Autor führt dies zwar weitgehend auf hohe Fluten und ungünstige Witterungsumstände zurück, er kann jedoch die Möglichkeit eines Nahrungsmangels nicht ausschließen. Vielleicht hat die F. im kritischen Jahre versucht, einen Mangel an Fischen durch verstärkten Insektenfang auszugleichen.

2. *Die Beschaffenheit der Beutetiere in ihrer Beziehung zum Alter der Jungen*

a) Die Größe der Beute

Die Angaben in Tabelle 1 wurden nach dem Alter der Jungvögel getrennt geordnet. Hierbei konnte ich das Alter wenigstens so genau ermitteln, daß Küken bis zu fünf Tagen einschließlich als „kleine" Jungvögel den älteren „großen" Jungen gegenübergestellt werden konnten. Ich ermittelte dann den Anteil besonders kleiner Beutetiere an der verfütterten Nahrung (Tabellen 18 und 19).

Da Messungen nur selten möglich waren, setzte ich bestimmte Maße zur Abgrenzung von Größengruppen fest und schätzte die Zugehörigkeit zu diesen Gruppen. Bei Clupeiden wurde eine Länge von etwa 5 cm als obere Grenze für besonders kleine Fische dieser Art festgelegt, bei Plattfischen etwa 3 cm, bei Sandaalen ungefähr 7 cm. Die verfütterten Gadiden lagen alle in der Größenordnung des in Abbildung 21 dargestellten Fisches. Dies galt auch für das eine

Exemplar von *Gobius* und das Stückchen eines Polychaeten; alle anderen Tiere dieser Arten waren viel größer. Bei den Strandkrabben galten etwa 2 cm Panzerdurchmesser und bei den Garnelen etwa 3 cm Länge als obere Grenzen.

Tabelle 18 Der Anteil besonders kleiner Beutetiere an den Fütterungen bestimmter Jungvögel bei der F.

Beutetiergruppen	„Kleine" Jungvögel (jünger als sechs Tage)				„Große" Jungvögel (älter als fünf Tage)			
Vertebrata (Pisces)								
Clupeidae	9	von	55	(16,4 %)	1	von	107	(0,9 %)
Pleuronectiformes	3	„	6	(50 %)	2	„	8	(25 %)
Ammodytidae	1	„	12	(8 %)	0	„	10	—
Gasterosteidae	0	„	1	—	0	„	15	—
Gadidae	1	„	1	(100 %)	—		—	—
Syngnathidae	0	„	5	—	0	„	1	—
Gobiidae	0	„	4	—	0	„	2	—
Salmonidae	—		—	—	0	„	1	—
Percidae	0	„	2	—	—		—	—
Agonidae	0	„	1	—	—		—	—
Evertebrata								
Crustacea	0	„	7	—	0	„	14	—
Portunidae	7	„	14	(50 %)	0	„	20	—
Crangonidae	—		—	—	0	„	21	—
Polychaeta	—		—	—	0	„	1	—
Cephalopoda								
	21	„	108	(19,4 %)	3	„	200	(1,5 %)

Tabelle 19 Der Anteil besonders kleiner Beutetiere an den Fütterungen bestimmter Jungvögel bei der K.

Beutetiergruppen	„Kleine" Jungvögel (jünger als sechs Tage)				„Große" Jungvögel (älter als fünf Tage)			
Vertebrata (Pisces)								
Clupeidae	8	von	46	(17,4 %)	3	von	75	(4,0 %)
Pleuronectiformes	23	„	24	(96 %)	6	„	21	(29 %)
Ammodytidae	2	„	3	(67 %)	3	„	11	(27 %)
Gasterosteidae	—		—	—	0	„	13	—
Gadidae	25	„	25	(100 %)	5	„	5	(100 %)
Syngnathidae	—		—	—	0	„	9	—
Gobiidae	1	„	1	(100 %)	0	„	3	—
Salmonidae	—		—	—	0	„	3	—
Evertebrata								
Crustacea	3	„	9	(33 %)	3	„	106	(2,8 %)
Portunidae	4	„	5	(80 %)	6	„	72	(8,3 %)
Crangonidae	1	„	2	(50 %)	0	„	28	—
Polychaeta								
	67	„	115	(58,3 %)	26	„	346	(7,5 %)

Nach den Tabellen 18 und 19 war bei beiden Seeschwalbenarten der Anteil besonders kleiner Beutetiere in der Nahrung bei den kleinen Jungen höher

als bei den großen. Bei der K. war darüber hinaus dieser Anteil viel höher als bei der F.

In Abbildung 21 sind einige ungewöhnlich kleine Beutetiere der K. dargestellt. Plattfische dieser Größenordnung wurden ausschließlich von K. verfüttert. Das gleiche galt — bis auf eine Ausnahme — auch von den Seequappen (*Onos* spec.). Auch Garnelen der gezeigten Größe konnte ich nur bei K. nachweisen (siehe auch S. 69).

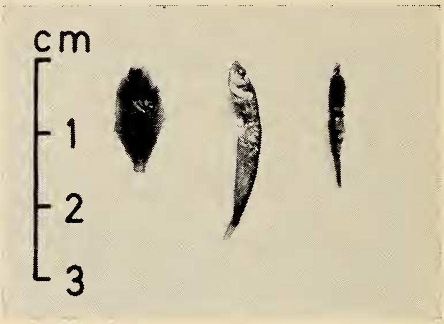


Abb. 21: Einige besonders kleine Beutetiere der K. Von links nach rechts: *Pleuronectes platessa, Onos mustela, Crangon crangon.*

An die jüngeren Küken kleinere Beutetiere zu verfüttern als an die älteren, scheint spezifisch für die K. zu sein, wenn es auch nicht an allen Brutplätzen auffiel.

Genaue Angaben über ein entsprechendes Verhalten bei der F. sind nicht zu finden. Nach den Wangerooger Befunden besteht aber auch bei dieser Art eine geringe Neigung, in den ersten Lebenstagen der Jungen kleine Beutetiere zu verfüttern. Bei der K. haben jedoch auch andere Beobachter Entsprechendes gefunden. Nach Bullough (1942) erhalten Eintagsküken der K. Fischchen von ½ Zoll (13 mm) Länge. Mit dem Wachstum der Küken nimmt die Größe der verfütterten Tiere zu. Belopolskii (1957) fand bei K. einen stärkeren Verbrauch von kleineren Sandaalen zur Zeit der Jungenfütterung und führt dies auf eine aktive Auswahl durch die Altvögel zurück.

Bei einigen anderen Seeschwalbenarten kommt ein entsprechendes Verhalten ebenfalls vor (Schifferli, 1955: *Chlidonias hybrida;* Dorward, 1963: *Gygis alba*).

b) Die Qualität der Nahrung

Tabelle 20 gibt Aufschluß über den Anteil an Fischen bzw. Wirbellosen in der Nahrung der „kleinen" Jungvögel (fünf Tage und jünger) und der „großen" Jungen (sechs Tage und älter). Er wurde für beide Seeschwalbenarten und die Jahre 1963 und 1964 getrennt berechnet. Die

Aufgliederung nach Jahren geschah deshalb, weil den jährlichen Unterschieden eine Bedeutung in der Jungenaufzucht zukam, worüber an anderer Stelle (S. 95) gesprochen werden soll.

Tabelle 20 Fisch- und Wirbellosenanteile in der Nahrung von Seeschwalbenjungen verschiedenen Alters

Jahr	Altersgruppe	Flußseeschwalbe		Küstenseeschwalbe	
		Fische	Wirbellose	Fische	Wirbellose
1963	„Kleine" Jungvögel	40 (100,0 %)	— —	31 (91,2 %)	3 (8,8 %)
	„Große" Jungvögel	126 (86,9 %)	19 (13,1 %)	90 (59,6 %)	61 (40,4 %)
1964	„Kleine" Jungvögel	26 (61,9 %)	16 (38,1 %)	48 (100,0 %)	— —
	„Große" Jungvögel	39 (48,1 %)	42 (51,9 %)	61 (29,3 %)	147 (70,7 %)

Der Fischanteil war demnach bei den kleinen Küken beider Arten immer höher als bei den großen; beim Wirbellosenanteil war es umgekehrt. Bei den kleinen Jungen der F. war aber der Fischanteil nur wenig höher als bei den großen, bei der K. jedoch bedeutend höher! Der hohe Wirbellosenanteil in der Nahrung der K. galt somit fast ausschließlich nur für die älteren Jungen und (nach Tabelle 4) für die Altvögel.

Dieser etwas überraschende Befund findet eine gewisse Bestätigung in verschiedenen Literaturangaben. Die hierbei genannten Unterschiede betreffen allerdings fast nur solche zwischen Jung- und Altvögeln, nicht jedoch zwischen Jungen verschiedenen Alters.

Palmer (1941) fand in den Mägen flügger und nichtflügger Jungvögel der F. ausschließlich Fische, während die Mägen von Altvögeln auch Wirbellose enthielten. An die Jungen wurden nur Fische verfüttert. Salomonsen (1950) sagt ausdrücklich, daß die den Jungen der K. gebrachte Nahrung ausschließlich aus Fischen und nicht — wie bei den Alten — aus Krustazeen bestehe. Ähnliches berichtet Belopolskii (1957): K. fütterten ihre Küken nur ganz gelegentlich und vorübergehend mit Krustazeen. Ein höherer Konsum von *Ammodytes* zur Zeit der Jungenaufzucht bei der K. deutet nach Belopolskii auf eine aktive Auswahl von Beutetieren hin, die den höchsten Nährwert besitzen. Die Jungen vieler Seevogelarten im Bereich der Barentssee (darunter offenbar auch der K.) sollen in den ersten fünf bis sieben Tagen ihres Lebens ausschließlich Fisch erhalten; später soll auch noch andere Nahrung zugefüttert werden.

Zwar erhielten die älteren Jungen der K. auf Wangeroog sehr häufig Krustazeen, die „kleinen" (bis zu fünf Tage alten) Jungen bekamen aber fast ausschließlich Fisch. Dies weist auf eine gewisse Auswahl der Nah-

rung im Sinne Belopolskiis hin. Gerade die kleinen Jungen, deren Wärmehaushalt und Federkleid noch unvollkommen ausgebildet sind, bedürfen in besonderem Maße kalorienreicher Nahrung. Es handelt sich also um ein echtes Brutpflegeverhalten, das offenbar bei der K. stärker ausgebildet ist als bei der F.

3. *Die Entwicklung der Jungen*

Im Jahre 1964 versuchte ich, bei verschiedenen Jungvögeln beider Arten Wachstum und Gewichtszunahme durch tägliche Messungen und Wägungen zu verfolgen. Dies gelang aber nur bei zwei zusammengehörenden Jungen der K. Eine Umzäunung (25 cm hoher Maschendraht im Umkreis um das Nest) hinderte die Altvögel nicht, unmittelbar in dem 2—4 qm großen Gehege zu landen oder durch die Maschen des Gitters zu füttern.

Abbildung 22 zeigt das Ergebnis der Messungen und Wägungen an den zwei Nestgeschwistern der K. Die Vögel wurden täglich gegen Abend gemessen und gewogen. K 1 war am 21. Tag nach dem Schlüpfen flugbar, K 2 am 24. Tag. Nach Großkopf (Manuskript) wurde ein Junges der K. auf Wangeroog mit 24½ Tagen flügge.

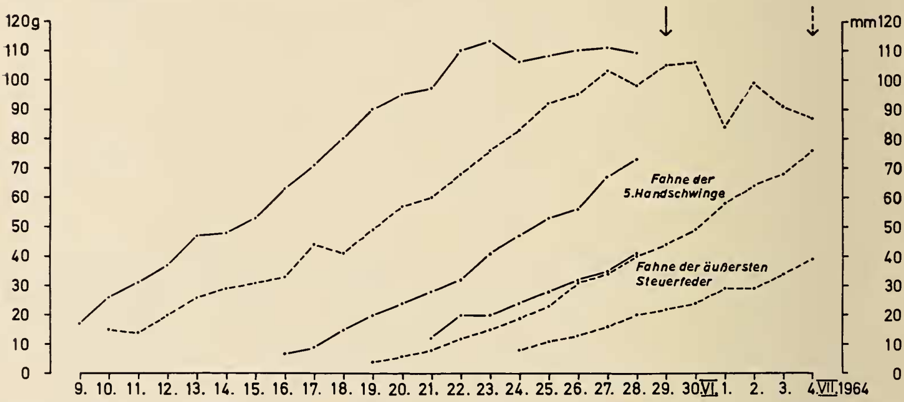


Abb. 22: Die Entwicklung zweier Jungvögel der K. (Nestgeschwister). Die Pfeile geben den Zeitpunkt des Flüggewerdens an.
——— K 1, – – – K 2.

Das Federwachstum wurde an Hand der Längenzunahme der Fahnen gemessen (von der Stelle an, an der die Fahne ihre Hornscheide verläßt, bis zur Spitze gerechnet). Das Wachstum der Federn erfolgte kontinuierlich und praktisch unabhängig von Schwankungen in der Gewichtszunahme.

Die auffälligste Gewichtsabnahme von einem Tag auf den anderen wurde bei K 2 registriert. Dieser Vogel verlor vom 30. 6. bis zum 1. 7. 22 g und damit 20,8 % seines Vortagsgewichtes. Nach Messungen der Klimahauptstation Wangeroog des Wetteramtes Bremen lag das Mittel der Windstärke (siehe S. 77) am 1. 7. bei 5,7 Bft, während es an den übrigen Tagen vom 9. 6. bis 4. 7. immer erheblich

geringer war. Sehr wahrscheinlich war also der beobachtete Gewichtsverlust des Jungvogels dem negativen Einfluß der Windstärke auf die Fütterungshäufigkeit der Altvögel zuzuschreiben.

Wie rasch und gründlich sich ein Aussetzen der Fütterungen in einem Gewichtsverlust auswirken kann, zeigen sehr anschaulich die Beobachtungen vom 5. 7. 1964. Ein eben flügger Jungvogel, der mehrere Tage hindurch täglich abends gewogen worden war, wog am 5. Juli um 16.25 Uhr 122 g. Zu diesem Zeitpunkt setzte die Beobachtung aus dem Versteckzelt ein. Der Jungvogel wurde in den folgenden Stunden nicht gefüttert (über die Ursachen siehe S. 59 ff.). Gegen 21.40 Uhr brach ich die Beobachtung ab und fing den noch wenig flugtüchtigen Vogel ein. Er wog 103 g und hatte damit in 5¼ Stunden 19 g, d. h. 15,6 % seines Körpergewichts verloren! Er war damit fast wieder auf sein vier Tage zuvor erreichtes Gewicht zurückgefallen.

Wenn ich auch keine F. bis zum Flüggewerden unter Kontrolle halten konnte, so lassen sich doch einige Aussagen über diesen Zeitpunkt und Unterschiede gegenüber der K. machen.

Im Jahre 1964 wurden während der Beringungsarbeit auch viele ältere, aber meist noch nicht flugfähige Jungvögel beider Arten gemessen und gewogen. Die Beziehung zwischen Gewicht und Entwicklungszustand der Befiederung (veranschaulicht durch die Länge der Fahne der fünften Handschwinge) ist in Abbildung 23 wiedergegeben.

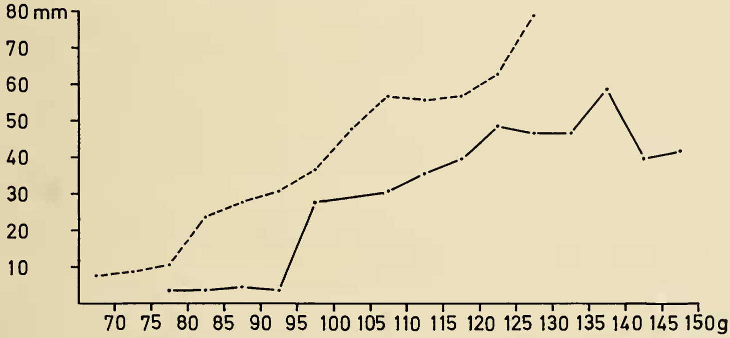


Abb. 23: Mittlere Länge der Fahne der fünften Handschwinge bei jungen Seeschwalben in Abhängigkeit vom Körpergewicht.
——— F., — — — K. Näheres im Text.

F. der gleichen Gewichtsgruppe wie K. hatten demnach im Durchschnitt deutlich geringere Fahnenlängen. Dies war bis zu einem gewissen Grade zu erwarten, da F. ein höheres Endgewicht erreichen als K. (131 g gegenüber 116 g nach eigenen Wägungen an 42 bzw. 40 Altvögeln!). Bei F. mit dem gleichen Gewicht wie K. müßte es sich demnach um jüngere Tiere gehandelt haben, deren Großgefieder noch nicht so weit wie bei K. entsprechenden Gewichts entwickelt war. Man kann jedoch — trotz der geringeren Anzahl gewogener und gemessener F. (38 gegenüber 107 K.) — annehmen, daß es sich nicht um jüngere, sondern höchstens um den K. gegenüber gleichalterige Jungvögel gehandelt hat. Dies legt der Gesamtverlauf der graphischen Darstellung nahe. Bei Erreichen des Altvogelgewichts (Gewichtsgruppe 111—120 g bei der K. bzw. 126—135 g bei der F.) zeigten 28 K. eine mittlere Länge der Fahne der fünften Handschwinge von 57 mm, 12 F. hingegen eine solche von 47 mm.

Es ist zu erwarten, daß F. mit ihrem höheren Endgewicht beim Flüggewerden wenigstens die gleiche Fahnenlänge der Handschwingen benötigen wie K., wahrscheinlich aber mehr. Drei Junge der F. mit Fahnenlängen von 73, 75 und 82 mm konnten noch nicht oder gerade eben fliegen. F. bedürfen daher nach Erlangen des Altvogelgewichts noch längere Zeit als die K. bis zum Flüggewerden, um diese Fahnenlänge zu erreichen. Bei einem mittleren täglichen Zuwachs der Handschwingenfahnen von 5,5 mm (errechnet aus Abbildung 22 und Messungen an einigen anderen Jungvögeln) ist mit einer Verlängerung der Nestlingsdauer bei der F. gegenüber der K. von mindestens zwei Tagen zu rechnen.

Auf Wangeroog waren daher auch immer die ersten flugfähigen diesjährigen Seeschwalben K. Viele konnten bereits gut fliegen, wenn die ersten F. eben damit begannen.

Die Literatur-Angaben zur Entwicklungsdauer junger F. schwanken zwischen 20 Tagen (Noll, 1943; Szulc-Olechowa, 1965) und etwa vier Wochen (Palmer, 1941). Bei der K. liegen die Werte zwischen 18 Tagen (Zedlitz, 1911) und 30 Tagen (Hawksley, 1957).

Die Angabe Kullenbergs (1947), daß die Jungen der K. eine kürzere Entwicklungszeit hätten als die der F. (drei Wochen gegenüber vier Wochen), läßt sich nach den Literaturangaben nicht einwandfrei bestätigen.

Unter der Vielzahl der Faktoren, die den Zeitpunkt des Flüggewerdens bestimmen, hat Hawksley (1950; zitiert von Cullen, 1956) auch die Vegetationshöhe am Brutplatz genannt. Diese mag auch auf Wangeroog den Zeitpunkt des ersten Fluges der Jungvögel und die Flugtüchtigkeit in den darauffolgenden Tagen bestimmt haben. Wahrscheinlich waren dort aber auch gewisse Unterschiede in der Entwicklung der Jungvögel beider Arten beteiligt, die man auf andere Ursachen zurückführen muß. Hierbei kann auch das Nahrungsangebot eine Rolle gespielt haben (siehe das folgende Kapitel).

4. *Der Einfluß der Ernährung auf Jungensterblichkeit und Bruterfolg*

a) Die beobachteten Schwankungen

1962

Dieses Jahr war nicht nur innerhalb des Beobachtungszeitraumes das ungünstigste, sondern in der Geschichte der Seeschwalbenkolonie Wangeroog-West überhaupt. Kein einziges Seeschwalbenjunges wurde flügge. Die F. hatten überhaupt keine Jungen; bei den K. schlüpften ab 20. oder 21. Juni einige Küken. Obwohl die Anzahl der schlüpfenden Küken bis zum Ende des Monats anstieg, blieb die der vorhandenen niedrig (etwa 30), denn ihre Sterblichkeit war sehr hoch. Es konnten ständig kleine Junge tot im Nest oder in seiner Nähe gefunden werden. In der Nacht vom 2. auf den 3. Juli verließen die meisten Seeschwalben Gelege und Junge. Die noch verbliebenen Küken und die Eier beider Arten wurden von einer Sturmflut am Mittag des 3. Juli vernichtet.

1963

In diesem Jahre verlief das Brutgeschäft anfänglich außerordentlich günstig. Die Sterblichkeit der Jungen war sehr niedrig. Tote Küken wurden nur selten in den Nestern gefunden. Die meisten F. und K. behielten die Küken, die geschlüpft waren. Manche K. hatten drei kräftige Junge. Eine Sturmflut am 19. Juni vernichtete aber etwa 80 % der Brut beider Arten. Aus Nachgelegen schlüpften relativ wenige Junge.

Nach der Zahl der beringten Jungvögel und der hinzugeschätzten Anzahl derer, die bei der Bringung nicht gefunden werden konnten, wurden etwa 250 Junge der F. und 200 der K. flügge, also im Verhältnis zur Brutpaarzahl (S. 75) etwas mehr K. als F. (0,5 Junge der K. je Paar gegenüber 0,4 Jungen der F.).

1964

Obwohl dieses Jahr im Verlauf der Eiablage dem vergangenen glich, war die Sterblichkeit der Jungen höher. Vor allem bei der F. fand ich viele kleine, aber auch gut befiederte ältere Küken tot neben dem Nest. Verluste durch Sturmfluten waren gering.

Es wurden etwa 160 Junge der F. und 240 der K. flügge, also im Vergleich mit der Brutpaarzahl wieder relativ mehr K. als F. (0,6 Jungvögel der K. je Paar gegenüber 0,4 Jungvögeln der F.). Vergleicht man die Anzahl der flüggegewordenen Jungen mit der der geschlüpften — letztere war ja wegen der höheren Eizahl im Gelege bei der F. höher als bei der K. —, so war die größere Jungensterblichkeit bei der F. besonders auffällig. Im Verhältnis zur Brutpaarzahl des Vorjahres brachten die K. etwas mehr Junge hoch, während bei den F. die Anzahl der flüggen Jungen je Paar ungefähr die gleiche war wie im Vorjahre.

b) Die Ursachen

Die im Jahre 1962 tot aufgefundenen Küken waren fast alle — soweit nicht Sturmfluten als Ursache in Betracht kamen — ohne eine Spur äußerer Gewalteinwirkung zugrundegegangen. Die wenigen kleinen Jungen, die ich im Jahre 1963 tot auffinden konnte, waren in den meisten Fällen von Ameisen im Nest getötet worden. Bei den im Jahre 1964 gefundenen Küken schied äußere Gewalteinwirkung bei den meisten als Todesursache aus. Daneben fand ich auch von Sumpfohreulen geschlagene Jungvögel, während Igel zwar als Eierräuber, aber nur selten als Feinde der Jungen auftraten.

Im Jahre 1962 schlüpften alle Jungvögel zwischen dem 20. 6. und 3. 7. Vergleicht man die Witterung in dieser Periode mit der in den entsprechenden Zeiträumen des Schlüpfens der meisten Jungen in den Jahren 1963 und 1964, so fallen erhebliche Unterschiede auf (Tabelle 21).

Tabelle 21. Die Witterung zur Zeit des Schlüpfens der meisten Seeschwalbenküken. Angegeben ist der Durchschnitt aus den Tagesmitteln der einzelnen Zeiträume (Maßeinheiten siehe Abbildung 20)

	1962 20. 6.—3. 7.	1963 31. 5. —13. 6.	1964 31. 5.—13. 6.
Temperatur	12,9	15,1	15,6
Windstärke	4,3	3,1	3,4
Bewölkungsmenge	8,3	4,6	6,0
Niederschlag (Summe)	25,0	3,1	35,7

Im Gegensatz zu 1963 und 1964 war die Durchschnittstemperatur viel niedriger und die Windstärke erheblich höher. Beides trat zusammen mit hohen Bewölkungsmengen und reichlichen Niederschlägen auf. Die Witterung dürfte sich vor allem im Zusammenhang mit dem indirekten Einfluß der Windstärke auf die Fähigkeit der Altvögel, Nahrung herbeizu-

holen, negativ ausgewirkt haben (S. 60). Dabei konnten die Alten wohl auch die Jungen nicht genug hudern, weil sie zuviel Zeit für den Beuteerwerb aufwenden mußten. Zusammen mit dem Nahrungsmangel muß dies den Tod der Küken herbeigeführt haben.

Die Beobachtungen zum Nahrungsverbrauch im Jahre 1962 (Tabelle 5 und 6) haben außerdem gezeigt, daß die Nahrung zu einem großen Teil aus Beutetieren mit geringem Nährwert bestand. Dies kann sich bei schwacher Fütterungshäufigkeit (Tabelle 15) ebenfalls negativ auf den Wärmehaushalt und die Entwicklung der Küken ausgewirkt haben. Die entsprechenden in Tabelle 5 zusammengestellten Beobachtungen stammen ausschließlich von ein bis vier Tage alten Jungen, die nach den Angaben auf den folgenden Seiten aus Gründen des Wärmehaushaltes besonders kalorienreicher Nahrung bedürfen.

Im Jahre 1962 war also sicher die schlechte Witterung, verbunden mit einer ungünstigen Ernährungslage, für die hohe Jungensterblichkeit verantwortlich.

Im Jahre 1964 lagen die Temperaturen zum Zeitpunkt, als die Jungen noch klein waren, noch etwas höher als im entsprechenden Vorjahreszeitraum. Die nur wenig größere Windstärke wird den Beuteerwerb der Altvögel nicht sonderlich beeinträchtigt haben, weshalb sich auch die größere Bewölkungs- und Niederschlagsmenge kaum negativ auf die Entwicklung der Küken ausgewirkt haben kann. Auch in der Folgezeit waren übrigens die Unterschiede nicht so groß, als daß sie Differenzen in der Sterblichkeit der Jungen hätten erklären können; Bewölkungsmenge und Niederschlagssumme waren im Jahre 1963 später sogar erheblich höher.

Die Verschiedenheiten zwischen den Jahren 1963 und 1964 ließen sich also mit dem Einfluß der Witterung nicht erklären.

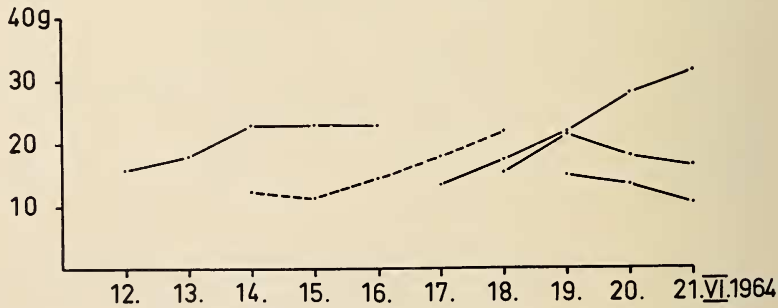


Abb. 24: Gewichtsveränderungen einiger Küken der F. und der K., die frühzeitig starben.
——— F., — — — K. Näheres im Text.

Abbildung 24 gibt Aufschluß über die Gewichtsveränderungen einiger kleiner Küken der F. und eines der K. Diese Vögel starben bereits nach kurzer Zeit oder konnten nicht mehr aufgefunden werden.

Die erste Gewichtsangabe in der Abbildung bezieht sich jeweils auf die erste Wägung innerhalb von 24 Stunden nach dem Schlüpfen, die letzte Angabe auf die letzte Wägung innerhalb von 24 Stunden vor dem Tode des jeweiligen Kükens. Gewogen wurde immer abends.

Die drei Küken der F., deren Gewichtsveränderungen in Abbildung 24 rechts dargestellt sind, waren Nestgeschwister und standen am 19. und 20. 6. 1964 unter genauer Kontrolle. Sie erhielten in $21^1/_4$ Stunden 38 Beutetiere (0,6 Fütterungen je Jungvogel und Stunde), und zwar zwei Plattfische, zwei Sandaale, fünf Seenadeln, vier Sandkülinge, zwei Flußbarsche, sechs Strandkrabben und acht Garnelen. Neun Tiere blieben unerkannt. Setzt man diesen eine ähnliche Verteilung wie bei den anderen voraus, so bestand etwa die Hälfte der verfütterten Nahrung aus Wirbellosen.

Nach Tabelle 20 war bei der F. im Jahre 1964 im Gegensatz zum Vorjahre und im Gegensatz zu der K. der Anteil der Wirbellosen auch bei den kleinen Jungen sehr hoch. I c h v e r m u t e n u n , d a ß d e r h o h e A n t e i l a n B e u t e t i e r e n m i n d e r e r Q u a l i t ä t b e i g l e i c h e r o d e r d o c h g e g e n ü b e r d e m V o r j a h r e n i c h t e r h ö h t e r F ü t t e r u n g s r a t e f ü r d i e g r ö ß e r e S t e r b l i c h k e i t d e r J u n g e n d e r F. i m J a h r e 1 9 6 4 v e r a n t w o r t l i c h w a r. Die Altvögel suchten zu lange nach Nahrung (siehe S. 85), so daß die Jungen — jedenfalls war dies bei den am 19. und 20. 6. kontrollierten der Fall — nicht intensiv genug gehudert wurden. Sie blieben sogar im Regen für längere Zeit allein und wurden durchnäßt. Bei K. konnte ich dies nicht beobachten. Der Nährwert der verfütterten Beutetiere reichte offenbar nicht aus, um das Wärmedefizit der Jungen wieder auszugleichen, geschweige denn darüber hinaus hinreichend zur Entwicklung der Küken beizutragen.

Nach Abb. 24 erhielt der zuerst geschlüpfte Jungvogel wohl soviel Futter, daß er sein Gewicht vermehren konnte. Allerdings geschah dies wegen der bald hinzutretenden Konkurrenz nur langsam. Das zweite Junge nahm nur an einem Tage zu; sein Gewicht sank dann ab. Das dritte Küken war von vornherein nicht einmal mehr in der Lage, sein Gewicht zu halten.

Bei älteren Jungen wirkte sich wohl der geringere Nährwert der verfütterten Beutetiere, in Verbindung mit der geringen Fütterungshäufigkeit, in einer erhöhten Anfälligkeit aus. Damit stieg die Sterblichkeitsrate. Möglicherweise wurde dadurch auch der Zeitpunkt des Flüggewerdens hinausgezögert.

B e i d e r K. m a c h t e n s i c h d i e b e s c h r i e b e n e n E i n f l ü s s e n i c h t o d e r d o c h w e n i g e r g e l t e n d , w e i l d i e s e A r t g e r a d e a n d i e k l e i n e n J u n g e n m i t n o c h i n s t a -

bilem Wärmehaushalt wertvollere Nahrung verfütterte. Sie verstand es außerdem, bei den älteren Jungen einen höheren Anteil weniger wertvoller Nahrung durch eine entsprechend erhöhte Fütterungshäufigkeit auszugleichen. So konnten wohl auch diejenigen K., die im Jahre 1963 drei Junge hatten, diese nur mit sehr nahrhaften Beutetiere aufziehen, die in diesem Jahre als Clupeiden reichlich zur Verfügung standen und die eine relativ geringe Fütterungsrate je Jungvogel zuließen. Biologisch sinnvoll war damit auch die höhere Gelegegröße im Jahre 1963, die — nach S. 80 — wahrscheinlich auf dieselben günstigen Ernährungsbedingungen zurückzuführen war.

Die beschriebenen Ursachen waren vermutlich in erster Linie für den höheren Bruterfolg der K. gegenüber der F. entscheidend.

c) Diskussion der Ergebnisse

Über die vielen Faktoren, die die Sterblichkeit junger Seeschwalben beeinflussen können, haben zahlreiche Beobachter berichtet. Darunter nehmen die Einflüsse ungünstigen Wetters und hoher Wasserstände sowie die Bedeutung der zahlreichen Feinde am meisten Raum ein.

Viele Autoren, darunter Palmer (1941) und Hawksley (1957), haben Stürme als Ursache für einen Nahrungsmangel angesehen, der eine erhöhte Sterblichkeit der Jungen bewirkt.

Andere Beobachter wiederum haben Nahrungsmangel, der — soweit erkennbar — nicht direkt oder indirekt auf ungünstige Witterungsbedingungen zurückging, als Ursache für eine erhöhte Jungensterblichkeit angeführt. Hierzu gehören Austin (1933, 1934), Marples & Marples (1934), Baxter & Rintoul (1953), Cullen (1956) und Belopolskii (1957). Austin (1946, zitiert von Cullen und Hawksley) hat später seine eigenen Angaben und die anderer Beobachter wieder angezweifelt und die Meinung geäußert, daß es bisher an glaubwürdigen und stichhaltigen Angaben zum Einfluß des Nahrungsmangels auf die Jungensterblichkeit fehle.

Bei der Durchsicht der Angaben fällt es auf, daß Nahrungsmangel als Ursache einer höheren Sterblichkeit der Seeschwalbenküken von fast allen Beobachtern nur als ein Ergebnis des Fehlens oder der Spärlichkeit bestimmter Beutetiere verstanden worden ist. Vielleicht mit Ausnahme Belopolskii sellte bei Dreizehenmöwe und Gryllteiste fest, daß von drei Einfluß einer Ernährung mit Beutetieren minderer Qualität zurückgeführt. Belopolskii stellte bei Dreizehenmöwe und Gryllteiste fest, daß von drei Nestlingen der dritte oft erst dann einging, wenn er schon ein gut entwickeltes Federkleid hatte. Als Mageninhalt dieser Vögel fand Belopolskii Krustazeen und brachte dies mit dem Tod der Tiere in Zusammenhang.

Während Goethe (1939) bei massenhaft eingehenden Jungen F. bestimmte Krankheitssymptome erkannte, die auf eine seuchenartige Erkrankung schließen ließen, konnten manche anderen Beobachter die Ursachen für eine hohe Jungensterblichkeit nicht ermitteln. Dircksen (1932) fand besonders bei der Brandseeschwalbe, aber auch bei der K., daß kleine Junge beider Arten in Mengen „automatisch unter allen Umständen nach bestimmtem Gesetz" eingingen. Austin (1942, 1944) fand in

manchen Jahren eine größere Jungensterblichkeit als in anderen, ohne die Ursachen erkennen zu können. Es ist lohnend, bei neueren Beobachtungen dieser Art darauf zu achten, inwieweit sie sich nicht auf qualitative wie auch quantitative Unterschiede in der Ernährung zurückführen lassen.

Wie auf S. 85 angegeben, erhielten einzelne Junge der K. auf Wangeroog mehr Futter als Nestgeschwister. Nach Hantzsch (1905) sollen K.-Paare auf Island selten mehr als ein Junges hochbringen. Dasselbe berichtet Hawksley (1957) von der Fundy-Bay (Kanada). Das Durchschnittsgewicht von Einzelküken war dort erheblich höher als das von Küken, die zu zweit waren. Auch hier wurden also wohl die Einzelvögel häufiger gefüttert als Nestgeschwister. Offenbar bewirkte dies am Untersuchungsort Hawksleys im Gegensatz zu Wangeroog eine sehr hohe Sterblichkeitsrate der Küken, die zu zweit waren. Von fünfmal zwei Jungen starb jeweils eines innerhalb von 14 Tagen bzw. eins nach 22 Tagen. Dieses wog am 22. Tag nur 46,2 g, das zugehörige Küken 63,6 g.

Auf Wangeroog wurden häufig beide Jungvögel der K. flügge; ich konnte die meisten Beobachtungen jeweils an zwei zusammengehörenden (häufig flüggen) jungen Seeschwalben machen. Von den beiden Küken der K., deren Entwicklung ich auf Wangeroog genauer untersuchte (Abbildung 22), wurde das zuerst geschlüpfte eher flügge und erreichte ein höheres Endgewicht. Nimmt man das Mittel aus den jeweiligen Gewichten der Nestgeschwister (wobei man ihr unterschiedliches Alter berücksichtigen muß), so stimmen die einzelnen Werte weitgehend mit den Angaben Hawksleys für Einzelvögel überein, ja liegen zum Teil sogar darüber.

Die Bedingungen für die Jungenaufzucht der K. waren also auf Wangeroog günstiger als am Untersuchungsort Hawksleys. Der Bruterfolg war mit 0,48 Jungen je Paar (Mittel von zwei Jahren) ungefähr genauso hoch wie auf Wangeroog, während er nach Pettingill (1939) an demselben Untersuchungsort mit 0,23 Jungen je Paar noch wesentlich niedriger war. Pettingill und Hawksley haben auch eine sehr niedrige Gelegegröße angegeben (1,44 bzw. 1,37 Eier je Gelege). Leider konnte ich kein entsprechendes Vergleichsmaterial für die F. erhalten.

NISTÖKOLOGIE

I. Die Beschaffenheit des Nistplatzes

Um die Frage nach Unterschieden zwischen beiden Seeschwalbenarten in der Beschaffenheit ihres Nistplatzes zu prüfen, untersuchte ich im Jahre 1962 298 Nester der F. und 251 Nester der K.

Es wurde jeweils die Artenzusammensetzung der umgebenden Pflanzenwelt und ihr Bedeckungsgrad ermittelt. Dieser, ein von Braun-Blanquet stammender

Begriff (siehe Knapp, 1958), gibt Auskunft darüber, wieviel von einer bestimmten Aufnahmefläche von einer Pflanzengesellschaft oder -art — denkt man sich ihre oberirdischen Teile auf den Boden projiziert — bedeckt wird. Er wird meist in Prozent der Aufnahmefläche (= 100 %) geschätzt. Als Aufnahmefläche wählte ich auf Wangeroog jeweils einen Kreis von etwa einem Meter im Durchmesser mit einem Nest als Mittelpunkt. Schließlich konnte ich auch die Maximalhöhe überragender Pflanzenteile in der Umgebung der Nester messen, und zwar innerhalb eines entsprechenden Kreises von etwa 60 cm Durchmesser.

1. *Die Zusammensetzung der Vegetation*

Zur Charakterisierung der Zusammensetzung der Pflanzenwelt in der Umgebung der Nester soll hier ein weiterer Begriff aus der Pflanzensoziologie erläutert werden: Unter der Stetigkeit einer Pflanze versteht man die Anzahl der Aufnahmeflächen, in denen die Art vorkommt, bezogen auf die Gesamtzahl aller Aufnahmeflächen.

Ordnet man die in der Umgebung der Groden-(Gründland-) Nester der F. vorkommenden Pflanzen nach ihrer Stetigkeit und Pflanzen gleicher Stetigkeit nach dem mittleren Bedeckungsgrad, so erhält man — beginnend mit den stetigsten Pflanzen bzw. solchen mit dem größten Bedeckungsgrad — folgende Reihe (Nomenklatur nach Schmeil & Fitschen, 1965) (286 Nester):

Festuca rubra
Limonium vulgare
Plantago maritima
Obione portulacoides
Artemisia maritima
Armeria maritima
Agrostis stolonifera
Triglochin maritimum
Juncus gerardi
Glaux maritima
Carex spec.
Puccinellia maritima
Agropyron iunceum
Atriplex hastata
Moos (pleurocarp)
Salicornia europaea
Aster tripolium
Carex spec.
Spergularia marina
Suaeda maritima
Cochlearia danica
Ammophila arenaria
Elymus arenarius
Corynephorus canescens
Carex arenaria
Sagina nodosa

Ordnet man die Pflanzen in der Umgebung der Grodennester der K. in der gleichen Weise, so erhält man folgende Reihe (122 Nester):

Limonium vulgare
Plantago maritima
Triglochin maritimum
Festuca rubra
Armeria maritima
Obione portulacoides
Puccinellia maritima
Aster tripolium
Glaux maritima
Spergularia marina
Salicornia europaea
Juncus gerardi
Suaeda maritima
Cochlearia danica
Carex flava
Artemisia maritima

Schließlich sei noch die Reihenfolge der Pflanzen in der Umgebung der Dünen-(Sand-) Nester der K. angegeben (Näheres über die Lage siehe unten) (129 Nester):

Agropyron iunceum
Festuca rubra
Glaux maritima
Agrostis stolonifera
Puccinellia maritima
Spartina towndsendii
Ammophila arenaria
Artemisia maritima
Obione portulacoides
Spergularia marina
Sonchus arvensis
Sedum acre
Elymus arenarius

Die Pflanzenwelt im Nistbereich der F. war also recht artenreich. Dies weist darauf hin, daß die Art auf Wangeroog Gebiete wenig einheitlicher Prägung bzw. solche mit Angehörigen mehrerer verschiedener Pflanzengesellschaften besiedelte. Diese Pflanzen gehörten nach Knapp (1948) in erster Linie den Gesellschaften der Strandbeifußflur (*Artemisietum maritimae*), daneben auch dem Salzrasen (*Armerietum maritimae*) und dem Andelrasen *(Puccinellietum maritimae)* an; aber auch Angehörige aus den Pflanzengesellschaften der Dünen waren vertreten, was natürlich erst recht für die wenigen hier nicht behandelten Dünen- oder Sandnester der F. zutraf.

Die F. nistete zum Teil in einem Übergangsgebiet zwischen reinem Salzpflanzengelände und Dünen. Klement (1953) beschreibt den dünennahen Teil dieses Vegetationstyps von Wangeroog: „Wo das Watt bis an den Dünenfuß heranreicht, vermischen sich unter Vorherrschaft von *Festuca rubra* halo- und psammophile Arten zu einem dichten Vegetationsteppich von wiesenartigem Charakter." Daneben nisteten die F. auch mehr oder weniger vereinzelt im sehr niedrigen Salzpflanzengebiet um die Lachen und in den Dünen bzw. stärker als die K. in Übergangsgebieten.

Auf Wangeroog besiedelte die F. den größten Teil des Nord- und Südgrünlandes. An allen Grodenbrutplätzen bedeckten die Pflanzen den Boden völlig.

Die K. besiedelte auf Wangeroog zwei völlig verschiedenartige Gebiete: Ein Teil nistete innerhalb von Pflanzengesellschaften, die im wesentlichen dem Salzrasen *(Armerietum maritimae)*, weniger der Strandbeifußflur *(Artemisietum maritimae)* und dem Andelrasen *(Puccinellietum maritimae)* angehörten. Die Artenzahl in der Umgebung der K.-Nester war geringer als bei der F. Es handelte sich um Salzpflanzengesellschaften, die den schlickig durchfeuchteten, seltener trockenen Boden völlig bedeckten. Auf Wangeroog-West befanden sie sich vor allem am Rande der Lachen.

Die übrigen K. brüteten in Gebieten, die vorzugsweise von Pflanzen der Strandqueckenflur (*Agropyretum iuncei*), zum Teil vielleicht auch der Strandhaferflur *(Elymeto-Ammophiletum)* bewachsen wurden. Die Angehörigen dieser Pflanzengesellschaften besiedelten den meist lockeren und trockenen Sand und bedeckten den Boden zu weniger als 50 %. Auf Wangeroog waren es die Primär- und teilweise Sekundärdünen im südlichen Teil des Seevogelschutzgebietes.

In den Abbildungen 25 und 26 sind einmal die Brutplätze mit ihren typischen bzw. vorherrschenden Pflanzen dargestellt, zum anderen ist die Lage aller registrierten Nester beider Arten im Jahre 1964 aufgezeichnet. Wesentliche Unterschiede in den Eigentümlichkeiten der Nistplätze gegenüber dem Jahre 1962 bestanden nicht.

Veränderungen in der Zusammensetzung der Vegetation von 1962 bis 1964 und Verschiebungen in der Lage der Nester werden auf S. 106 ff. besprochen.

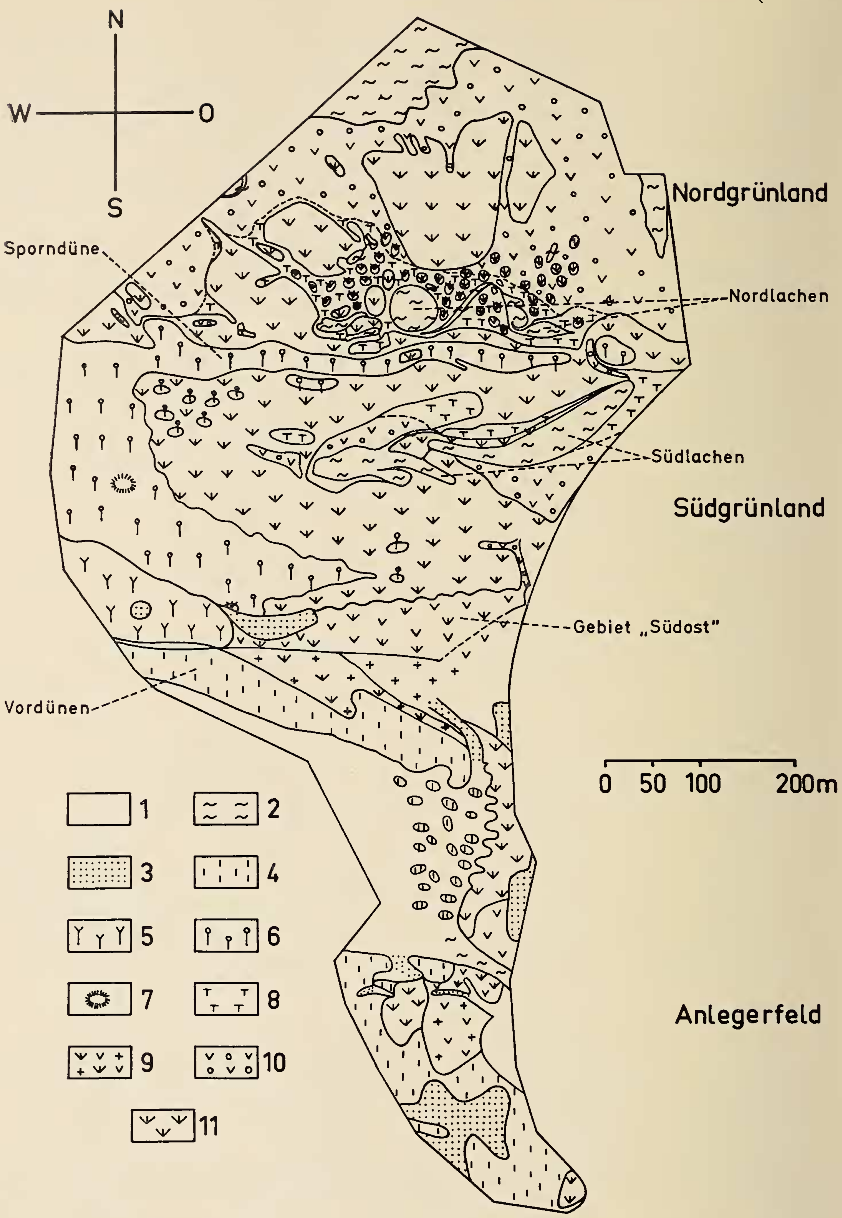


Abb. 25: Übersicht über die Vegetationsformen im Seevogelschutzgebiet Wangeroog-West (Sommer 1964).

Erläuterungen zu den Symbolen: 1 Sandfläche. 2 Wasserlache oder Priel. 3 Muschelfeld. 4 Niedrige Primärdüne; *Agropyron iunceum* dominierend. 5 Sehr hohe Sekundärdüne; *Ammophila arenaria* und *Elymus arenarius* dominierend. 6 Hochgelegene Sekundär- und Tertiärdüne; *Ammophila arenaria, Elymus arenarius, Carex arenaria* und andere. 7 Gruppe von Sanddornsträuchern. 8 Niedrig gelegenes,

Forts. Seite 102

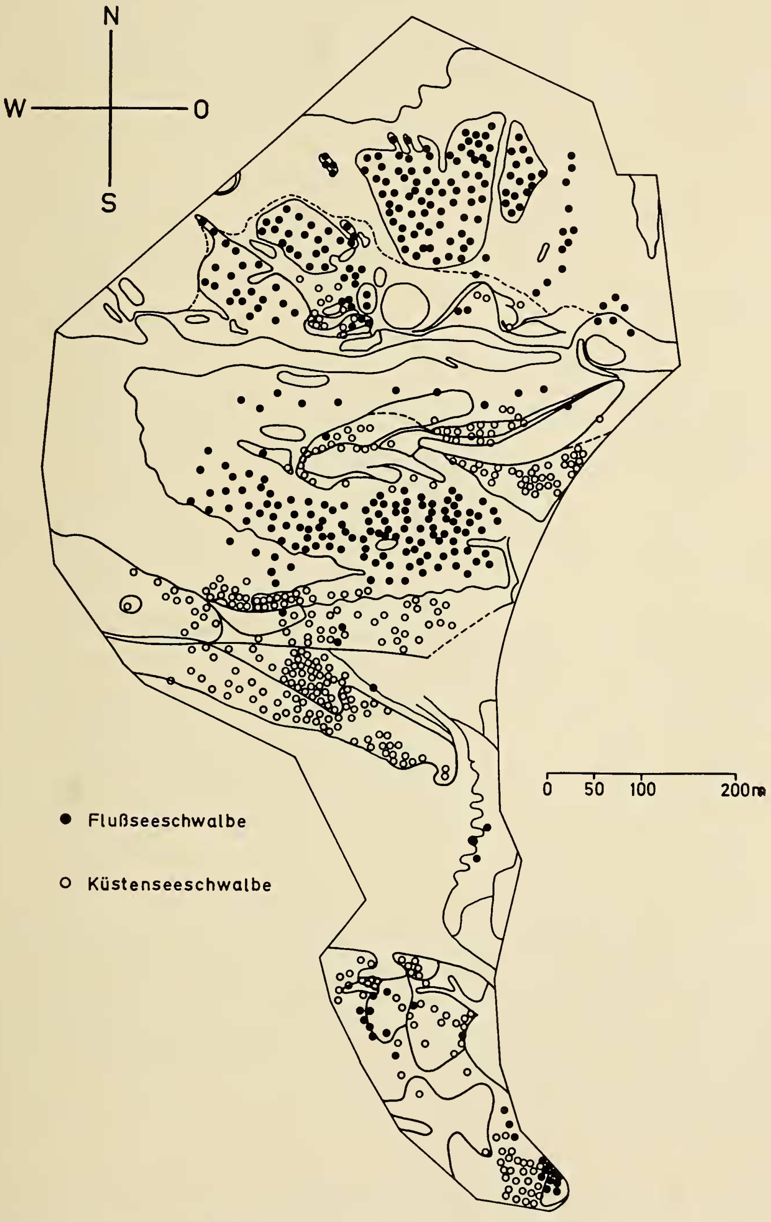


Abb. 26: Die Lage der Nester von F. und K. im Jahre 1964. Man vergleiche mit Abbildung 25.

2. *Vegetationshöhe und -dichte*

Abbildung 27 zeigt das Ergebnis der Vegetationshöhenmessungen im Umkreis von 30 cm um die Seeschwalbennester. Die zeitliche Reihenfolge der Nester, in deren Umgebung Messungen vorgenommen wurden, folgte hierbei der Reihenfolge der Besiedlung der einzelnen Brutplätze durch die Seeschwalben in ziemlich gleichem Abstande. Es traten also keine größeren Differenzen durch unterschiedliche zeitliche Abstände zwischen der Besiedlung der Brutplätze und der Vegetationshöhenmessung auf. Bei der K. wurden die Grodennester und die Dünennester getrennt untersucht, bei der F. jedoch nur die Grodennester, da die anderen nicht zahlreich genug waren.

Die Umgebung der Dünennester wies fast grundsätzlich einen sehr geringen Vegetationsbedeckungsgrad auf; jedenfalls lag er immer unter 50 %. Die Umgebung der Grodennester hatte einen Bedeckungsgrad von mehr als 50 %, mit einer Ausnahme sogar 75—100 %.

In der Umgebung der Grodennester der F. war die Maximalhöhe der Vegetation sehr unterschiedlich, lag aber in den meisten Fällen bedeudend über den entsprechenden Werten für die Grodennester der K.

Die Maximalhöhe überragender Pflanzenteile war in der Umgebung der Grodennester der K. außerdem einheitlicher als bei der F. Ein niedriger und dabei relativ gleichhoher Pflanzenwuchs ist aber das Kennzeichen eines typischen Rasens. Bei der Maximalhöhe in der Umgebungsvegetation der Dünennester der K. herrschte demgegenüber Ungleichförmigkeit, vor allem aber war die überragende Pflanzenwelt in ihrem Umkreis höher als im Grünland. Hinsichtlich der Vegetationshöhe bestand also eine gewisse Übereinstimmung zwischen den Dünennestern der K. und den Grodennestern der F.

Breitblätterige Pflanzen haben bei gleicher Individuenzahl je Flächeneinheit einen höheren Bedeckungsgrad als schmalblätterige. Da wir es auf Wangeroog — mit Ausnahme von *Limonium* — fast nur mit schmalblätterigen, grasartigen Pflanzen zu tun haben, ist es praktischer, die Pflanzendichte, d. h. die Anzahl der Individuen je Flächeneinheit, statt der Bedeckungsanteile miteinander zu vergleichen.

---

kurzrasiges Salzpflanzengelände; *Plantago maritima, Armeria maritima* und *Limonium vulgare* dominierend. 9 Mehr oder weniger unzusammenhängendes oder lockerrasiges Salzpflanzengelände; *Festuca rubra* (\/), *Puccinellia maritima* (V) oder andere Pflanzen (+) dominierend. 10 Dichte Salzpflanzengesellschaften; *Obione portulacoides, Suaeda maritima* oder *Puccinellia maritima* dominierend. Am Rande der Südlachen erst 1964 deutlich ausgeprägt und viel höher als in den Vorjahren. 11 *Festuca rubra* dominierend; bildet im Grünland eine dichte, zusammenhängende Wiese, sonst lockerer.

Aus den obigen Angaben kann man dann eine Beziehung zwischen Vegetationshöhe und -dichte ableiten, die auf Wangeroog vermutlich für die Nistplatzwahl der K. entscheidend war: Gebiete sehr hoher Vegetationsdichte wurden demnach nur dann be-

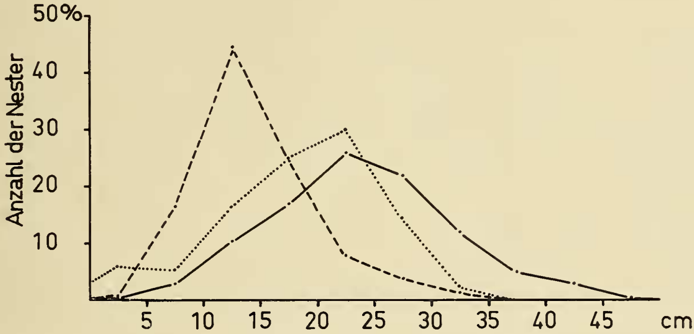


Abb. 27: Ergebnis der Vegetationshöhenmessungen (Maximalhöhe) im Umkreis um Seeschwalbennester.
——— 286 Grodennester der F.
– – – 122 Grodennester der K.
· · · · · · 129 Dünennester der K.

siedelt, wenn ihre Pflanzenhöhe gering war. War die Dichte der Vegetation niedrig, so konnte ihre Höhe wesentlich über der entsprechenden Höhe in den Gebieten dichten Pflanzenwuchses liegen.

Bei der F. bestand eine solche Beziehung nicht. Diese Art besiedelte aber bevorzugt Gebiete, die gleichzeitig eine große Vegetationsdichte wie auch -höhe besaßen.

Von 14 im Sand der Primärdünen liegenden Nestern der F. vom Jahre 1962 dominierte bei 11 *Festuca rubra* mit einem Bedeckungsgrad von 5—75 % in der Umgebungsvegetation, bei den 129 Nestern der K. nur 26. Hieraus kann man schließen, daß der F. auf dem Sand eine gewisse Vorliebe für eine Vegetationsform zukam, wie sie *Festuca rubra* bildet (Übergang zu geschlossener Pflanzendecke). In den Jahren 1963 und 1964 hatte die F. im südlichsten Teil des Seevogelschutzgebietes vornehmlich Stellen mit dichtem *Festuca rubra*-Bewuchs bzw. überalterten, recht dichten und hohen Beständen von *Agropyron iunceum* inne, während die K. in erster Linie jüngere Primärdünen mit dünnem Queckenbewuchs besiedelte. Da unbesetzte Gebiete der letztgenannten Art hier noch reichlich vorhanden waren, spricht auch dies für eine gewisse Vorliebe der F. für eine relativ dichte und hohe Vegetation.

3. *Diskussion der Ergebnisse*

Nach der Literatur besiedelt die F. an verschiedenen Stellen ihres Verbreitungsgebietes Kies- und Sandbänke oder — wenn auch seltener — steiniges Gelände. Dort ist der Pflanzenwuchs spärlich oder fehlt ganz. Auch ausgesprochene Dünenbrutplätze werden genannt, wobei Dichte und Höhe der Vegetation unbestimmt bleiben. Die meisten Autoren haben indessen Brutplätze mit reichlicher, meist auch dichter, teils kurzer teils hoher Vegetation beschrieben. Solche Stellen

scheinen von den F. innerhalb ihres Verbreitungsgebietes am häufigsten besiedelt zu werden, wie es Kullenberg (1947) schon angenommen hat. Im Binnenland brüten F. außer auf den zu Anfang genannten Brutplätzen (vor allem Kiesinseln) auch in Sumpf und Schilf, teils auf fester oder verankerter Unterlage teils mehr oder weniger freischwimmend. Höhe und Dichte der Umgebungsvegetation der Nester werden dabei in der Literatur nicht erwähnt.

Aus den Angaben zu den Nistgewohnheiten der K. geht deutlich hervor, daß die Art ganz überwiegend vegetationsarme, seltener ganz freie Flächen als Nistplätze bevorzugt. Dies trifft besonders für die hochnordischen Brutplätze zu. Sie brütet auf Kies, zwischen Geröll und auf Fels-, Sand- oder Torfuntergrund. In manchen Fällen liegen die Nester auf Moos, Flechten oder niedrigen Polsterpflanzen, die den Boden aber nur stellenweise dicht bedecken. Kullenberg (1947) und Hawksley (1957) haben bereits auf die Vorliebe der K. für Brutplätze dieser Art hingewiesen. In allen Fällen ist der Pflanzenwuchs sehr niedrig und entspricht damit von vornherein der auf Wangeroog gefundenen Beziehung zwischen Vegetationshöhe und -dichte.

Nistplätze mit Dünencharakter, also Sandflächen mit mehr oder weniger hohem, aber spärlichem Bewuchs, scheint die Art vor allem an ihren deutschen Brutplätzen zu wählen. In den meisten Fällen dürfte die Vegetation in der Umgebung der Nester hinsichtlich ihrer Höhe und Dichte den für die K. Wangeroogs entscheidenden Anforderungen genügen.

An manchen Stellen nistet die K. auch in dichtem, zusammenhängendem Pflanzenwuchs. Einige Autoren führen ausdrücklich an, daß es sich hierbei um niedrige Vegetation, und zwar um einen Rasen handelt. Da eine wesentliche Voraussetzung hierfür darin besteht, daß der größte Teil der zusammenhängenden Pflanzendecke möglichst gleich niedrig ist, stimmen diese Angaben offenbar mit den Befunden auf Wangeroog überein.

Schließlich gibt es aber auch einige Ausführungen, die deutlich zeigen, daß die K. — wenn auch in den meisten Fällen nur gelegentlich — in dichter und gleichzeitig sehr hoher Vegetation nistet.

Offene vegetationsarme Flächen bzw. solche mit sehr niedrigem Pflanzenwuchs erfüllen zwei wichtige Voraussetzungen: 1. Die Tiere haben innerhalb einer Kolonie besseren Kontakt untereinander, auch wenn sie weiter voneinander entfernt brüten, und sie sind 2. beim An- und Abfliegen weniger behindert.

Palmer (1941) hat als notwendige Voraussetzung für Bildung und Fortbestand einer Seeschwalbenkolonie folgende Bedingungen genannt: 1. Isolierung durch eine natürliche Grenze zur Fernhaltung von Raubwild, 2. eine naheliegende Nahrungsquelle und 3. die Fähigkeit der Vögel, in Gemeinschaft zu handeln. Der dritte Punkt setzt voraus, daß die benachbart brütenden Vögel sich gegenseitig sehen und hören können. Dies wird durch den Umfang der umgebenden Vegetation mitbestimmt.

Zur Behinderung beim An- und Abflug glaubt Austin (1929; zitiert von Palmer, 1941, und anderen), eine Beziehung zwischen der Schwingen- und Tarsallänge einiger Seeschwalbenarten einerseits und der Höhe der umgebenden Pflanzenwelt andererseits gefunden zu haben. Er vergleicht Rosenseeschwalbe *(Sterna dougallii* Montagu), F. und K. miteinander. Hiervon hat die erste die kürzesten Schwingen und die längsten Tarsen, die letzte die längsten Schwingen und die kürzesten Tarsen,

während die F. in der Mitte steht. Die Rosenseeschwalbe bevorzugt nun an vielen Brutplätzen ausgesprochen dichten und hohen Pflanzenwuchs (siehe z. B. Guichard, 1955), die K. aber im Gegenteil kahle oder vegetationsarme Brutplätze bzw. solche mit niedrigem Bewuchs. Die F. scheint auch hier in ihren Ansprüchen ungefähr die Mitte zu halten.

Austin glaubt, daß sich die Rosenseeschwalbe wegen ihrer langen Tarsen besser im Grase bewegen und daß sie wegen ihrer kurzen Schwingen auch in hoher Vegtation besser an- und abfliegen könne, ganz im Gegensatz zur K. Nach eigenen Beobachtungen auf Wangeroog ist die K. im Grase unbeholfener als die F. Einige Beobachter an anderen Brutplätzen haben festgestellt, daß die K. in hoher Vegetation mitunter so stark im Abfliegen behindert wird, daß sie nicht rechtzeitig fliehen kann. Schulz (1947) berichtet von einigen K., die auf Trischen in Kornfeldern brüteten und offenbar so stark im Abflug behindert wurden, daß man sie greifen konnte. Auch Hawksley (1957) konnte die in dichtestem Pflanzenwuchs brütenden K. oft mit der Hand fangen.

Die Vegetationshöhe und -dichte an den Brutplätzen ist also sehr wichtig und hat vielleicht für die K. Selektionswert. Aus diesen Gründen hat die Art meist auch in südlicheren Breiten eine Vorliebe für Brutplätze, die den oben genannten Anforderungen am besten entsprechen, und so wird auch die Wahl von Gebieten mit einer bestimmten Beziehung zwischen Vegetationshöhe und -dichte — wie auf Wangeroog — verständlich.

Besonderes Interesse verdient das Verhalten der beiden Arten an den Brutplätzen, an denen sie zusammen oder doch so nahe beieinander brüten, daß eine gegenseitige Beeinflussung in der Nistplatzwahl möglich ist.

Wendehorst (1930) sah auf Trischen, daß die K. nur auf einem ziemlich schmalen Streifen quer über die ganze Insel brütete, und zwar auf den Feldern immer dort, „wo das Getreide infolge stärkeren Salzgehaltes im Boden kümmerte oder teilweise ausgegangen war". Die F. jedoch brütete über die ganze Insel verstreut und bevorzugte innerhalb der Getreidefelder den dichtesten Hafer und Roggen. Schulz (1947) berichtet, daß die K. auf Amrum kahle Sandstellen mit Strandhafer besiedelt. Die F. hingegen bevorzugt Plätze, die mit Heide und Krähenbeere bewachsen sind. Auf der Insel Graswarder bei Heiligenhafen lagen die Nester der K. auf einem Geröllrücken, die der F. hingegen im Gras. Weckmann-Wittenburg (1931) und Dircksen (1932) fanden auf Norderoog die Nester der K. vorzugsweise auf dem Dünensaum sowie im Inneren an den Rändern der Wasserlöcher. Dagegen brüteten die F. nur im Inneren der Insel auf dem Grünland. Die Verteilung war also ganz ähnlich wie auf Wangeroog. Nach Bergman (1955) bevorzugen die F. dort, wo sie auf den finni-

schen Schären mit K. zusammen vorkommen, immer die vegetationsreicheren Teile.

Inwieweit wird die Wahl der Brutplätze in solchen Gebieten nun durch echte nistökologische Ansprüche bestimmt, und inwieweit wird sie durch Konkurrenz mit der anderen Art beeinflußt?

Nach den Beobachtungen auf Wangeroog ist es denkbar, daß die K. die andere Art frühzeitig von den von ihr bevorzugten Stellen verdrängt hat. Die F. würde sich daher nur darum auf Stellen höherer und dichterer Vegetation konzentriert haben, weil ihr die anderen von der K. genommen wurden. Andererseits zeigte die F. auch eine gewisse Vorliebe für höheren und dichteren Pflanzenwuchs, denn auf Wangeroog waren an den Lachen und in den Dünen noch reichlich freie, von der K. nicht besiedelte Gebiete vorhanden, die von der F. hätten eingenommen werden können. Aber auch hohes und dichtes Grünland war noch reichlich da, vor allem wegen des Bestandsrückgangs der F. in den letzten Jahren. Die K. rückten aber nicht in diese Gebiete vor (siehe das folgende Kapitel).

Beide Arten folgten also weitgehend nistökologischen Ansprüchen in der Wahl der Brutplätze und beeinflußten sich kaum. Eine ernsthafte Nistplatzkonkurrenz zwischen F. und K. bestand demnach auf Wangeroog nicht.

II. Verschiebungen in der Wahl der Nistplätze

1. *Die beobachteten Verschiebungen*

Umsiedlungen innerhalb einer Seeschwalbenkolonie und ihre Ursachen haben bisher selten Aufmerksamkeit gefunden.

Marples & Marples (1934) geben als Gründe für Umsiedlungen (vermutlich auch von einer Kolonie zur anderen) Verschiebungen in der Vegetationsbeschaffenheit, aber auch Sandüberwehung an. Veränderungen, die sich über Jahre erstrecken, sollen ebenso von allmählichen Umsiedlungen beantwortet werden. Nach Austin (1934, 1940, 1942) ist das Überwachsen (d. h. Dichter- und Höherwerden der Vegetation) von Seeschwalbenbrutplätzen als Ursache für Umsiedlungen in andere Kolonien anzusehen. In einem Falle soll eine ehemals große Kolonie der K. bis auf wenige alte Paare aufgegeben worden sein, weil die Brutplätze völlig überwachsen waren (Austin, 1940).

Ein zunehmend dichterer und höherer Pflanzenwuchs soll nach Meinung desselben Autors (Austin, 1932, 1948) als Schlupfwinkel für Raubzeug, vor allem Ratten, dienen.

In den letzten Jahren traten auf Wangeroog Veränderungen in der Wahl der Nistplätze bei der F. kaum in Erscheinung. So konnte von einer auffälligen Umsiedlung vom Groden in die Dünen nicht gesprochen werden. Die von Jahr zu Jahr spärlichere Besiedlung im Grünland war auf eine echte Bestandsabnahme der Art zurückzuführen.

Bei der K. wurden während der letzten Jahre besonders auffällige Verschiebungen festgestellt. Genauere Aufzeichnungen liegen seit 1958 vor. Gleichzeitig mit einer Abnahme der Brutpaarzahlen an den Lachenrändern nahm die Zahl der Nester auf dem Anlegerfeld und besonders in den Vordünen bedeutend zu. Diese Entwicklung ist gegenwärtig noch nicht abgeschlossen, ja es scheint sich eine weitere auffällige Verlagerung vom Grünland und den Vordünen zum Anlegerfeld hin anzubahnen (Tabelle 22). Auffällig war eine Veränderung im Gebiet „Südost": Im Jahre 1962 brüteten dort im Gegensatz zu den Vorjahren nur sehr wenige Paare; der Bestand stieg in den folgenden Jahren an und war 1964 wieder normal.

Mit Hilfe der Beringung ließen sich auch individuelle Umsiedlungen nachweisen: Die Zahl der in den einzelnen Jahren beringten oder wiedergefangenen K., deren genauer Brutplatz innerhalb der Kolonie bekannt war, betrug 1956: 1, 1958: 115, 1961: 188, 1963: 143 und 1964 (nur Wiederfänge!): 52. Das Material von 1956 und 1958 stammt von Vogelwart Großkopf, von 1961 von Vogelwart Heyer und ab 1963 von mir.

Tabelle 22. Verschiebungen in der Brutpaarzahl der K. innerhalb der einzelnen Teile des Seevogelschutzgebiets Wangeroog-West. Die Zahlen für 1961—64 entsprechen der Anzahl der markierten Nester (etwas geringer als die tatsächliche Anzahl der Brutpaare), die Zahlen für 1958 und 1965 der ungefähren Anzahl der Brutpaare. Angaben von 1958 und 1965 von Großkopf, von 1961 von Heyer, die übrigen vom Verfasser.

Brutplatz	1958	1961	1962	1963	1964	1965
Nordlachen	105	62	20	42	18	Wenige Einzelpaare
Südlachen	175	178	113	144	76	höchstens 50
Gebiet „Südost"	30	32	3	14	31	30
Vordünen	70[1])	64	82	102	150	120
Anlegerfeld	40	48	48	51	66	150

1) Einschl. Sporndüne

Die Auswertung der Wiederfänge in den genannten Jahren zeigte, daß Brutplatztreue im engeren Sinne (d. h. die Rückkehr in die Nähe des Neststandortes vom Vorjahr) sehr häufig auftrat und der Normalfall zu sein schien. Umsiedlungen kamen innerhalb der Grünlandbrutplätze (von den Nord- zu den Südlachen und umgekehrt) oder innerhalb der Dünenbrutplätze vor (vom Anlegerfeld zu den Vordünen und von der Sporndüne zum Anlegerfeld, aber nur einmal vom Anlegerfeld zur Sporndüne). Neun Fälle der Umsiedlung von einem Grünland- auf einen

Sandbrutplatz standen nur einer Umsiedlung von einem Sand- auf einen Grünlandbrutplatz gegenüber (Tabelle 23). Der Zuwachs an den Dünenbrutplätzen war also sicher größtenteils auf Kosten der Brutpaarzahlen im Groden erfolgt.

Tabelle 23 Brutplätze von K., die in zwei oder drei Jahren an zwei verschiedenen Stellen innerhalb des Seevogelschutzgebietes gebrütet haben. Abkürzungen: Af: Anlegerfeld, Nl: Nordlachen, Sd: Sporndüne, Sl: Südlachen, Vd: Vordünen. Umsiedlungen von Groden- auf Dünenbrutplätze sind unterstrichen.

Ringnummer	1956	1958	1961	1963	1964
6 170 314		Sl	Af		
6 170 344				Sl	Vd
7 236 240	Af	Sd	Af		
7 236 245		Af	Sl		Sl
7 236 947		Nl		Sl	
7 272 485		Nl	Sl		
7 287 022		Sl	Vd		
7 287 335			Sl	Af	Af
7 302 028				Nl	Af
7 302 719			Af		Vd
7 319 120				Nl	Af
7 396 053			Af	Vd	
7 396 117			Sl	Nl	
7 396 124			Sl		Af
7 396 149			Sl	Af	
7 396 169			Sl	Nl	Nl
7 396 171			Sl	Nl	Nl
7 396 320				Sl	Vd

2. *Die Ursachen*

Das Seevogelschutzgebiet Wangeroog-West hat besonders in den letzten Jahren einen starken natürlichen Zuwachs vor allem nach Süden, Südosten und Osten erfahren, teils durch die Ausdehnung des Außengrodens nach dem Watt hin, teils durch das Anwachsen und die Vergrößerung des Primärdünenbereichs über das Anlegerfeld. Letztere erfolgte besonders auffällig erst in den letzten Jahren und führte — wenigstens im anlegernahen Teil — seit etwa 1962 zur Bildung ziemlich zusammenhängender und hoher Dünen, an deren höheren und geschützteren Stellen sich unter anderem *Festuca rubra* angesiedelt hatte (Abb. 25).

Der Landzuwachs allein kann aber bei der hohen Reviertreue der K. nicht für Umsiedlungen verantwortlich gewesen sein, da wenigstens in den letzten fünf bis zehn Jahren keine Zunahme der Gesamtzahl der Brutpaare, also kein Populationsdruck eintrat. Hat vielleicht eine Veränderung der bisherigen Brutplätze als Ursache für eine Umsiedlung der Seeschwalben zu gelten?

Um die Ursachen für die Verschiebungen in der Wahl der Brutplätze der K. zu ermitteln, führte ich in den einzelnen Jahren Vegetationsaufnahmen (einschließlich Messungen der Pflanzenhöhe) in der Umgebung von verlassenen Nestmulden durch, die im Vorjahr — als ich hier ebenfalls solche Untersuchungen hatte machen können — Eier enthalten hatten. Außerdem verglich ich Vegetationsaufnahmen in der Umgebung von Nestern aus früheren Jahren mit solchen an neuen Nestern in demselben Gebiet. Dabei konnte ich eine Zunahme der Pflanzenhöhe nachweisen. Leider ließ sich nicht eindeutig zeigen, daß die in der Vegetationshöhe gefundenen Unterschiede auch wirklich schon zum Zeitpunkt der Nestanlage bestanden hatten. Allerdings waren die Differenzen — in einem Teilgebiet wurden Maximalhöhen festgestellt, die im Mittel 15 cm über denen des Vorjahres lagen — wohl zu groß, als daß sie allein durch Witterungseinflüsse hätten verursacht werden können.

Die Umsiedlung der K. auf die Dünen ist aber mit der zunehmenden Pflanzenhöhe an den alten Brutplätzen noch nicht geklärt: Wie Abb. 25 zeigt, lagen im Nord- und im Südgrünland noch größere Flächen mit sehr niedrigem Salzpflanzenrasen in der typischen, sonst von der K. bevorzugten Ausprägung. Die Vögel waren aber nicht nach dorthin umgesiedelt.

Es ist anzunehmen, daß das Zusammenwirken mehrerer Faktoren die K. zur Umsiedlung geführt hat. Neben einer gewissen Zunahme der Vegetationshöhe waren sicher auch Störungen durch räubernde Tiere verantwortlich zu machen. Die Versteckmöglichkeiten für solche Räuber waren wohl auch durch eine zunehmende Pflanzenhöhe unmittelbar an den Brutplätzen oder in ihrer Nähe besser geworden. In den Jahren 1962 und 1963 hatten Ratten und Katzen häufig Unheil unter den brütenden K. angerichtet, was wohl teils in einer echten Bestandsabnahme resultiert hat (so besonders an den Nordlachen), teils in einer Umsiedlung der übriggebliebenen Partner und anderer gestörter Vögel auf die Dünen. Vielleicht haben dann in der Folgezeit Erstbesiedler der Dünen und solche Vögel, die nicht mehr ins Grünland zurückkehren wollten, die früheren „Grodenbrüter" auf den neuen Brutplätzen „festgehalten". Gleichzeitig wird die Abnahme der Paare im Grünland den sozialen Zusammenhalt immer mehr gelockert und damit zu einer weiteren Auflösung des Kolonieverbandes geführt haben.

Klarer treten die Ursachen für die Bestandsveränderungen im Gebiet „Südost" zutage. Bei der Katastrophenflut im Februar 1962 war eine große vorzugsweise mit niedriger Salzvegetation (ähnlich der an den Lachen) bedeckte Fläche südlich vom Südgrünland durch Sandverwehung oder -überspülung von den im Westen liegenden Dünen her völlig mit Sand bedeckt worden. Diese Fläche wuchs dann im Laufe der folgenden beiden Jahre vorzugsweise vom Südgrünland her teilweise wieder zu (Abb. 28 und 29).

III. Die Farbe der Eier und der Jungen und ihre Beziehung zur Beschaffenheit des Nistplatzes

1. *Die Eifarbe*

Ich untersuchte 174 Eier der F. und 332 Eier der K. Leider konnte ich keine genauer abgestufte und determinierte Farbskala zugrundelegen; es wurde nur eine willkürliche Einteilung in vier Gruppen vorgenommen. Die Schalenfleckung blieb unberücksichtigt.

Gruppe 1: Eier hellgrün, gelbgrün, olivgrün oder hellblau; ohne Grau oder Braun.



Abb. 28: Blick vom Westturm nach Südosten insbesondere auf die Vordünen und das Anlegerfeld. Nach einem Farbdiapositiv aus dem Sommer 1962.



Abb. 29: Blick vom Westturm auf fast denselben Ausschnitt wie in Abb. 28. Aufnahme aus dem Sommer 1964. Die Vordünen haben sich ausgedehnt und sind stark überwachsen. Das im Jahre 1962 mit Sand überdeckte Gebiet „Südost" (nahe dem linken Bildrand) trägt eine lockere Pflanzendecke.

Gruppe 2: Eier graugrün oder graublau, gelegentlich zusätzlich etwas gelblich getönt; ohne Braun.

Gruppe 3: Mischfarbig. Eier grün und braun; oft zusätzlich gelblich getönt.

Gruppe 4: Eier gelbbraun, schokoladenbraun, dunkelbraun oder graubraun; ohne Grün.

Die 174 Eier der F. verteilten sich wie folgt auf die einzelnen Farbgruppen:

Gruppe 1:	14	(8,0 %)
Gruppe 2:	41	(23,6 %)
Gruppe 3:	83	(47,7 %)
Gruppe 4:	36	(20,7 %)
	174	(100,0 %)

Die Verteilung der 332 Eier der K. auf die einzelnen Farbgruppen war die folgende:

Gruppe 1:	42	(12,7 %)
Gruppe 2:	172	(51,8 %)
Gruppe 3:	48	(14,5 %)
Gruppe 4:	70	(21,1 %)
	332	(100,0 %)

Bei der K. waren also Eier mit graugrüner oder graublauer Färbung zahlreicher als bei der F., die dagegen häufiger gleichzeitig grün und braun getönte Eier hatte.

2. *Die Farbe der Dunenjungen*

Die Jungen der F. besaßen in den meisten Fällen ein braunes Dunenkleid, das aber mal mehr ins Rote, mal mehr ins Graue spielen konnte. Rein graue Junge kamen gelegentlich, aber sehr viel seltener als bei der K., vor. Die Häufigkeit, mit der diese Farbtypen auftraten, wurde bei dieser Art nicht näher untersucht.

Bei der K. waren in der Grundfärbung des Daunenkleides auf Wangerocg alle möglichen Übergangsformen zwischen reinem Braun und reinem Grau zu finden. Meist entstanden hierbei keine Mischtöne, sondern die Farben verteilten sich mehr auf verschiedene Teile des Dunenkleides. Die Jungen wurden daher nach dem Umfang der Farbpartien in folgende fünf Gruppen eingeteilt (die Fleckenzeichnung blieb unberücksichtigt):

Gruppe 1: Reinbraun oder nur mit sehr geringer Beimischung von Grau.

Gruppe 2: Braun mit Grau, jedoch Braun überwiegend.

Gruppe 3: Dunenkleid sowohl braun als grau; beide Farben etwa gleichstark vertreten.

Gruppe 4: Grau mit Braun, jedoch Grau überwiegend.

Gruppe 5: Reingrau oder nur mit sehr geringer Beimischung von Braun.

271 im Jahre 1963 untersuchte Dunenjunge der K. ließen sich demnach wie folgt gruppieren:

Gruppe 1:	130	(48,0 %)
Gruppe 2:	32	(11,8 %)
Gruppe 3:	46	(17,0 %)
Gruppe 4:	16	(5,9 %)
Gruppe 5:	47	(17,3 %)

Von den 130 Jungen der Farbgruppe 1 waren 98 (75,4 %) rein braun ohne jede graue Beimischung; von den 47 Jungen der Gruppe 5 waren 22 (46,8 %) rein grau ohne eine Beimischung von Braun.

Auf Wangeroog überwog also die braune Färbungsphase bei weitem.

3. *Diskussion der Ergebnisse*

Die meisten Literaturangaben zur Eifärbung der Arten sind sehr subjektiver und allgemeiner Art. Es seien nur zwei Autoren erwähnt: Naumann (1840) glaubt, die Eier der K. an der bei allen Spielarten mehr ins Grüne ziehenden Grundfarbe leicht von denen der F. unterscheiden zu können. Auch Weckmann-Wittenburg (1931) nennt unter anderem eine grünliche, jedenfalls nicht braune Grundfarbe, während die Eier der F. eine mehr gelblichbraune Färbung zeigen sollen.

Der Vergleich mit den Befunden auf Wangeroog ist etwas schwierig, da ich dort auf das Grün nur in seiner Kombination mit anderen Farben geachtet habe. Es kam in den Farbgruppen 1—3 vor, und diese waren insgesamt bei beiden Arten gleichstark vertreten. Braun trat jedoch nur in den Gruppen 3 und 4 auf, die allerdings bei der F. mit 68,4 % aller Eier fast doppelt so häufig vorkamen wie bei der K. mit 35,5 %.

Bergman (1955) hat die Färbungstypen der K. und die relative Häufigkeit ihres Auftretens zu den Nistgewohnheiten der Art in Beziehung gebracht: Das Gebiet mit der auffallendsten Dominanz des grauen Farbtypus der K.-Jungen soll an der Südküste Finnlands liegen. Nach Bergman & Fabricius (1936) gehörten hier nur drei von 250 untersuchten Dunenjungen zur braunen Phase. In diesem Gebiet sollen aber auch etwa 70 % der insgesamt 1500 Paare der K. auf kleinsteinigem, hellem, graulichem Ufergeröll nisten. Die meisten der weiteren 30 % sollen auf flachen, ausgeprägt grauen Felsenplatten mit nur äußerst wenig höheren Pflanzen, aber reichlicher grauer Flechtenvegetation vorkommen. Diese auffällige Über-

einstimmung der Färbung der meisten Dunenjungen mit der der Nistplätze könnte als Anpassung gedeutet werden. Die Jungen sind in diesen Gebieten ausgesprochen kryptisch.

Nach Bergman sollen nun die K. in allen den Gebieten, in denen die braunen Jungen überwiegen oder doch wenigstens in der gleichen Anzahl wie die grauen vorkommen, auf sehr variierendem, aber größtenteils bewachsenem Boden brüten. Die Beobachtungen von Wangeroog stimmen hiermit recht gut überein.

Bei der F. trat Braun in der Eifarbe häufiger auf als bei der K., und dasselbe galt auch für die Jungen. Die K. hatte nach eigenen Befunden häufiger graugrüne, nach denen anderer Beobachter mehr grüne Eier. Bei den Dunenjungen der Art war auf jeden Fall immer ein höherer Anteil grau als bei der F.

An den Binnenlandbrutplätzen der F. herrschen wohl ursprünglich Sumpfgebiete, verlandende Gewässer und dergleichen, jedenfalls vegetationsreichere Nistplätze vor. An den nochnordischen Brutplätzen der K. hingegen sind flache, vegetationsarme, aber oft mit Flechten bewachsene Geröll-, Kies- und Felspartien sehr häufig. Es ist anzunehmen, daß braune Eier und Junge an den erstgenannten Brutplätzen stärker kryptisch sind als an den letztgenannten; für die grauen dürfte das Umgekehrte gelten.

Leider fehlt es noch an Angaben über die Verteilung brauner und grauer Eier und Küken an den hochnordischen Brutplätzen der K. Auch ein deutlicher Beweis, daß bestimmte Farbtypen in gewissen Gebieten anderen gegenüber Selektionsvorteile haben, ist noch nicht erbracht worden.

DISKUSSION DES GESAMTERGEBNISSES

In den Kapiteln über Nahrungsverbrauch und Nahrungserwerb wurde gezeigt, daß beide Seeschwalbenarten sich im Beuteerwerb sowie in der Gezeitenabhängigkeit weitgehend gleichen. Welche Unterschiede überhaupt haben sich aber in ökologischer Hinsicht für beide ergeben, und welche Bedeutung kommt ihnen für die Biologie und Verbreitung der beiden *Sterna*-Arten zu ?

Nach Johansen (1958) gehört die K. zu den echten arktischen Vogelarten: „Eine Vogelart, die sich längere Zeiträume hindurch arktischen Bedingungen angepaßt hat, deren Brutareal heute entweder auf die Arktis beschränkt ist, oder nur begrenzt aus derselben in nördlichere Teile der Borealzone oder in entsprechende Gebirgsbiotope hinausgeht, und die keine nahen Verwandten in südlicheren Breiten hat."

Nach Kullenberg (1947) hat sich die K. vermutlich aus einer mit der F. gemeinsamen und an gemäßigtes Klima angepaßten Stammform zu Beginn des Quartär im nordöstlichen Sibirien und arktischen Nordamerika her-

ausgebildet. Er nimmt eine Anpassung an Temperatur- und Helligkeitsfaktoren an, die bei der Ausformung von *Sterna paradisaea* aus der mit *hirundo* gemeinsamen Stammform entscheidend gewesen sein sollen. Diese müssen die Voraussetzung für die spätere Ausbreitung der neuen Art in der Eiszeit gewesen sein. Die K. soll sich dann über Sibirien wahrscheinlich auch nach Nordeuropa hin ausgebreitet haben. Im Laufe dieser Ausbreitungsgeschichte und später soll dann eine allmähliche Anpassung der Art an die Nahrung erfolgt sein, die am leichtesten erreichbar war, nämlich vor allem pelagische Krustazeen, Mollusken und gewisse Insekten.

Es ist nun denkbar, daß die Umstellung auf kleine Krustazeen und Mollusken und damit relativ kalorienarme Nahrung auch eine Umstellung in der Brutpflege mit sich brachte. Neben dem eigenen Nahrungsverbrauch mußte auch die Fütterungshäufigkeit für die Jungen erheblich gesteigert werden, um den Qualitätsverlust durch größere Mengen auszugleichen. Diese Steigerung der Fütterungshäufigkeit konnte natürlich nur bis zu einem bestimmten Punkt fortgeführt werden. Sie war daher der begrenzende Faktor für die Anzahl der Jungen. Vermutlich ist dies der Hauptgrund für die beschränkte Ei- und Jungenzahl der K. Nur beim Vorhandensein besonders nährstoffreicher Nahrung konnte die Fütterungsfrequenz herabgesetzt und damit die Zahl der Küken erhöht werden.

Die Länge des arktischen Tages spielte für die mögliche Anzahl der Jungen sicher keine wichtige Rolle. Nach Belopolskii (1957) dient die im arktischen Langtag zusätzlich gewonnene Nahrung hauptsächlich dazu, den Wärmeverlust und Energieverbrauch der Vögel zu kompensieren. Jedoch dürfte damit die Entwicklungszeit der Jungen herabgesetzt, d. h. die Zeit bis zum Flüggewerden verkürzt werden (siehe die Untersuchungen von Karplus, 1952, an Singvögeln).

Kullenberg nimmt weiterhin an, daß dort, wo das Eis im Quartär am weitesten nach Süden vordrang, so z. B. in Europa, auch *Sterna paradisaea* weiter südwärts gezwungen wurde. Er meint dann weiter: „Daß die Art dann verhältnismäßig weit südwärts in den genannten Küstengegenden trotz der klimatischen Veränderung zurückgeblieben ist, hängt sicher damit zusammen, daß längs dieser Küstenstrecken die hydrologischen Verhältnisse infolge von Oberflächenströmen und Tiefenverhältnissen einen nördlicheren Charakter bewahrt haben, als er für Oberflächenwasser in diesen Breiten normal ist. Die hydrologischen Bedingungen gemeinsam mit den Tiefenverhältnissen haben somit die ernährungsbiologischen Voraussetzungen für das Verbleiben der Art in verhältnismäßig südlichen geographischen Breiten begünstigt. Man mag daran denken, daß die fraglichen Gewässer ergiebige Großfischereigebiete sind. Nach meiner Auffassung gibt es Gründe dafür, daß *Sterna macrura* in den fraglichen Gebieten und in der Ostsee als ein Relikt von der letzten Eiszeit sowie der Zeit des Yoldiameeres und vielleicht des Baltischen Eissees zu betrachten ist."

Auch eine nachträgliche Wiedereinwanderung der während der Eiszeit noch weiter nach Süden abgedrängten oder auf eisfreie Gebiete der norwegischen Küste oder Sibiriens beschränkten Art ins Nordseegebiet unmittelbar nach der letzten und vorletzten Vereisung ist nach Kullenberg denkbar.

Meines Erachtens lassen sich nun eine Reihe von Eigentümlichkeiten der K. an ihren südlichen Brutplätzen (wie auf Wangeroog) nur erklären, wenn man ihre Entstehung und Ausbildung unter arktischen Lebensbedingungen berücksichtigt.

Wie im hohen Norden wählt die Art auch hier Brutplätze mit spärlicher oder niedriger Vegetation. Ei- und Jungenfärbung zeigen Anzeichen einer Anpassung an Biotopeigentümlichkeiten arktischer Brutplätze. Die K. hat — ohne starke Spezialisierung auf diese Beutetiergruppe — eine gewisse Vorliebe für Krustazeen „mitgebracht". Auch einige andere Eigenarten im Nahrungserwerb der Art lassen sich als Erbe von K.-Populationen deuten, die unter arktischen Umweltsbedingungen gelebt haben: Eine gewisse Vorliebe, die Nahrung von der Wasseroberfläche oder vom Boden und außerdem häufiger sehr kleine Beutetiere aufzunehmen, läßt sich sicher auf bestimmte besonders häufige Fangsituationen für kleine Krustazeen und Mollusken in arktischen und subarktischen Gewässern zurückführen. Die Jungen erhalten in den ersten Tagen möglichst kalorienreiche Nahrung, eine Erscheinung, die vielleicht noch vom sehr frühen Vorkommen in gemäßigtem Klima her beibehalten wurde. Gleichzeitig werden recht kleine Beutetiere gewählt; dabei geht möglichst wenig verloren, wenn auch die Fütterungshäufigkeit etwas gesteigert werden muß. Gerade in der Arktis bedürfen die Jungen ja in den ersten Lebenstagen besonders kalorienreicher Nahrung. Außerdem muß die Sterblichkeit der Küken bei der beschränkten Jungenzahl besonders stark herabgesetzt werden.

Daß die K. — nach Angaben Naumanns (1840) und eigenen Beobachtungen — vor allem bei schlechtem Wetter anhaltender brütet, kann man aus dem ursprünglichen Bestreben der Art herleiten, den größeren Wärmeverlust der Eier in arktischen Gebieten auszugleichen. Die Eier sind ja — solange sie nicht bebrütet werden — wegen ihrer offenen Lage und des mangelhaften Nestbaus der Art stark der Temperatur des Bodens und der unteren Luftschichten ausgesetzt. Man kann die größere Brutfestigkeit aber auch im Sinne einer Verkürzung der Bebrütungszeit verstehen (nach Kullenberg 21—22 Tage bei der K. und 21—30 Tage bei der F.), die, ebenso wie eine verkürzte Zeit der Jungenaufzucht, den rechtzeitigen Abzug in das extrem entfernt gelegene Winterquartier zu gewährleisten vermag. Auch die geschlossenere Eiablage (S. 76) kann man in diesem Sinne deuten. Auf Wangeroog konnte ich nun auch einen etwas frühzeitigeren

und gedrängteren Abzug der K. gegenüber der F. nach der Brutzeit feststellen. Die größere Angriffslust der K. ist wieder aus dem Bestreben der Art zu verstehen, bei ihrer beschränkten Ei- und Jungenzahl die Vernichtungsziffer der Eier bzw. die Sterblichkeit der Küken herabzusetzen.

Es sei hier auf eine bisher noch nicht erwähnte morphologische Eigenart hingewiesen, die als Anpassung an Besonderheiten im Nahrungserwerb gedeutet werden kann: Die F. hat einen etwas gestreckteren Kopf mit flacherer Stirn und einen längeren Schnabel, dessen Unter- und Oberkante stärker parallel verlaufen. Die K. besitzt demgegenüber einen runderen Kopf mit gewölbterer Stirn und einen kürzeren, mehr spitz zulaufenden Schnabel. Betrachten wir noch zwei andere heimische Seeschwalbenarten, die Brandseeschwalbe (*Sterna sandvicensis* Lath.) einerseits und die Trauerseeschwalbe (*Chlidonias niger* (L.)) andererseits, so sehen wir, daß die beschriebenen Eigenarten für diese noch viel ausgeprägter, ja als verschiedene Extreme in Erscheinung treten. Hierbei könnte man eine Reihe aufstellen, in die sich natürlich auch noch andere Seeschwalbenarten einordnen ließen: Darin würde die Brandseeschwalbe an erster, die F. an zweiter, die K. an dritter und schließlich die Trauerseeschwalbe an letzter Stelle stehen.

Soweit aus der Literatur und eigenen Beobachtungen ersichtlich, ist hierbei die Brandseeschwalbe die Art, die am stärksten auf Fischnahrung spezialisiert ist und das Stoßtauchen (vor allem Tieftauchen) am häufigsten übt, während die Trauerseeschwalbe sich am stärksten an Insektennahrung hält und die Nahrungsaufnahme von der Wasseroberfläche bzw. unmittelbar darunter am meisten ausübt.

Wie steht es nun mit der Konkurrenz der beiden ähnlichen Arten? Beide besitzen auf Wangeroog etwas unterschiedliche Ernährungsansprüche und Fangplätze. Auch stellen sie etwas verschiedene Anforderungen an die engere Beschaffenheit des Nistplatzes. Sie können also nebeneinander existieren. Damit bleibt auch Gauses Prinzip (1934; zitiert von Lack, 1945) gewahrt, wonach zwei Arten mit vollkommen gleichen ökologischen Ansprüchen nicht in demselben Gebiet leben können.

Ähnlich geringfügige, aber entscheidende Unterschiede fanden andere Autoren, die sich mit der Ökologie relativ nahe verwandter und ähnlicher Seevogelarten beschäftigt haben. Nach Lack (1945) unterscheiden sich Kormoran (*Phalacrocorax carbo*) und Krähenscharbe (*Ph. aristotelis*) sowohl in der engeren Nistplatzwahl als auch in der Lage der Fangplätze und der Wahl der Beutetiere. Dorward (1962) untersuchte zwei dicht beieinander brütende Tölpelarten (*Sula* spp.) und fand geringe artspezifische Unterschiede im Verhalten beim Nahrungserwerb, der Lage der Fangplätze und in der Wahl der Größe der erbeuteten Fische.

Auf Wangeroog kommt der K. die Vorliebe für Krustazeen sehr zustatten, da sie sich bei Schwankungen im Angebot gewisser Fischarten nachdrücklicher als die F. auf Krebstiere umstellen kann. Weitere Vor-

teile entstehen der K. durch ihre Anpassungen in der Jungenaufzucht. Auch einige Eigentümlichkeiten in der Brutpflege, wie das festere Brüten und die größere Angriffslust der Art, kommen der K. zustatten. Diese Eigenschaften führten auf Wangeroog — wenigstens in den letzten Jahren — dazu, daß die Sterblichkeit der K. gegenüber den F.-Jungen nicht nur insoweit niedriger war, als man auf Grund der geringeren Eizahl und der größeren Lebenserwartung der Art (s. u.) annehmen konnte: Sie ging noch darüber hinaus.

Zwar ist also auf Wangeroog die K. der F. in ihrer Angepaßtheit an die Umwelt überlegen, dennoch besteht keine auffällige Konkurrenz der Arten.

Naumann (1840) berichtet von der F.: „... denn wenn die Letztere auch hin und wieder am Meere vorkömmt, so ist es doch nicht ihr gewöhnlicher Wohnsitz und sie schlägt diesen stets nur in der Nähe von süßen Gewässern auf, ..." Naumann meint, daß die „zärtlichere Küstenmeerschwalbe" der anderen Art unterlegen sei und bei Kämpfen den kürzeren ziehen müsse. Nach Droste-Hülshoff (1869) war die F. anfangs ausschließlich auf das Binnenland beschränkt, siedelte sich später aber — wohl in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts — auch am Meere an, wo die K., die damals z. B. auf Borkum häufig brütete, von ihr verdrängt wurde. Die K. schien anfänglich die deutsche Nordseeküste fast alleine besiedelt zu haben. Die Umsiedlung der F. war sicher auf eine fortschreitende Biotopveränderung zurückzuführen, die die Art bereits im vorigen Jahrhundert gezwungen hatte, ihre Binnenlandbrutplätze weitgehend aufzugeben. An den neuen Stellen traf sie nun mit der K. zusammen.

Auffällig und mit der „Verdrängungstheorie" nicht ganz in Einklang zu bringen ist die Tatsache, daß die K. auf den Nordfriesischen Inseln trotz Zuwanderung der F. immer die dominierende Art geblieben ist. Nach den Befunden von Wangeroog sollte man eher — mit Schulz (1947, 1950) — von den Umsiedlungen der F. unabhängige Fluktuationen im Bestand der Art — die ja an den Verbreitungsgrenzen besonders häufig sind — als Ursache für einen Rückgang der K. annehmen.

Auf den Scilly-Inseln soll die F. — vermutlich in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts — an Stelle der K. getreten sein, aber schließlich nahm auch die F. wieder ab (Robinson, 1920). Nach Haverschmidt (1933) war das Verschwinden der K. von den Scilly-Inseln der starken Zunahme von Mantel-, Herings- und Silbermöwen zuzuschreiben. Robinson (1921 a und b) berichtet von einer vermehrten Anzahl der F. auf Kosten der K. in Nordengland in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Innerhalb von 20 Jahren (1865—1885) verschwand die K., die ursprünglich etwa gleich häufig wie die F. vorgekommen war, völlig. Robinson berichtet aber auch

von einem gewissen „come back" der Art, wenn auch nicht in der ursprünglichen Anzahl: 1920 waren immerhin 14,6 % der beringten Seeschwalben wieder K. Viele Luftkämpfe der „rivalisierenden" Arten wurden festgestellt. Dies hat jedoch wenig Bedeutung, da Luftkämpfe ja auch unter Angehörigen ein und derselben Art zu Normalerscheinungen in einer Seeschwalbenkolonie gehören. Auf Wangeroog konnte ich nur selten ernsthafte Kämpfe zwischen beiden Arten — etwa zur Zeit der Koloniebesetzung, bei der Verteidigung der Jungen oder bei der gemeinsamen Nahrungssuche — beobachten. Luftkämpfe wurden sehr viel häufiger unter den Angehörigen derselben Art als der verschiedenen Arten ausgetragen.

Robinson (1921 a und b) gibt auch an, daß die F. die K. auf den Farne-Inseln vertrieben habe. Dies soll vor 1885 geschehen sein. Heute aber ist die K. auf den Farne-Inseln mit 2—4000 Paaren gegenüber wenigen hundert Paaren der F. und anderen Seeschwalben die überwiegende Art (Cullen, 1956). Fisher & Lockley (1954) meinen, daß die K. zwar im Gegensatz zur F. in England und Wales nicht zugenommen habe, andererseits aber auch — außer auf den Scilly-Inseln — nichts für ihre Abnahme spräche.

In welchem Maße eine Wiederbesiedlung ehemaliger (?) Brutplätze der K. auch an der deutschen Nordseeküste stattgefunden hat, läßt sich kaum rekonstruieren. Auf Wangeroog scheint ein auffälliges Anwachsen der K.-Population — unter gleichzeitiger Zunahme der F.! — ungefähr um 1940 erfolgt zu sein. Bruns (1949) schätzte schon 1943 den Bestand auf 200—500 Paare.

Die F. überwiegt auch heute noch auf den Ostfriesischen Inseln. Der Bestand der K. auf Wangeroog ist größer als der aller anderen Seevogelschutzgebiete Niedersachsens zusammen (Goethe, 1962).

Aus der Tatsache, daß die F. an ihren Küstenbrutplätzen eine noch sehr junge, die K. jedoch im Vergleich hiermit eine sehr alte Art ist, lassen sich vielleicht auch die Unterschiede in der Reaktion auf ihre Umwelt verstehen: Die K. ist an ein Meeresmilieu besser angepaßt, während die F. noch „Schwierigkeiten" hat, sich auf ihre neue Umwelt einzustellen.

Die Angaben zum Bruterfolg der Wangerooger Seeschwalben erlauben Aussagen über Bestand und Zukunft der Seeschwalbenkolonie Wangeroog-West. Die K. hatte 1963 und 1964 einen etwas größeren Bruterfolg (gemessen an der Anzahl der flüggegewordenen Jungen je Paar) als die F. Nach Großkopf (1957 und Manuskript) beträgt das Durchschnittsalter der Wangerooger F. 6, das der K. etwa 12 Jahre. Ein Bruterfolg von 0,4 Jungen je Paar (Mittel von 1962—64) reicht — wenn überhaupt — bei der K. eher aus, um den Bestand zu erhalten: Rechnet man mit der ersten Brut eines K.-Paares erst im fünften Kalenderjahr (d. h. im Alter von drei Jahren), so hat es bis zum neunten Kalenderjahr zwei Junge aufgezogen, die

beide spätestens im 13. — wahrscheinlich aber früher — zum ersten Male brüten. Hierbei ist allerdings die Sterblichkeit der Jungen vom Flüggewerden bis zum Zeitpunkt des erstmaligen Brütens unberücksichtigt geblieben. Hingegen ist es leicht einzusehen, daß der geringere Bruterfolg der F. (im Mittel von 1962—64 0,3 Junge je Paar), verbunden mit der niedrigeren Lebenserwartung der Art, viel weniger als bei der K. zum Fortbestand der Kolonie ausreicht. Daher kann sich ihr Brutpaarbestand in den nächsten Jahren nur dann halten bzw. kann wieder zunehmen, wenn er Zuzug aus anderen Kolonien erhält.

Nach Austin (1934, 1940) gibt es Zyklen in Bestand und Entwicklung von Seeschwalbenkolonien: Dem Aufblühen und Anwachsen einer Kolonie folgt nach einiger Zeit ein Abstieg, dem ein erneuter Anstieg folgen kann. Diesen Schwankungen scheinen nach Austin ökologische Veränderungen in der Umwelt der Vögel (z. B. Vegetationszunahme an den Brutplätzen) zugrunde zu liegen.

Auf Wangeroog scheint die F. gegenwärtig vor einem solchen Tiefpunkt zu stehen, während die K. solchen Schwankungen offenbar weniger unterworfen ist oder aber einem Zyklus unterliegt, der einen größeren Zeitraum umfaßt.

Zusammenfassung

I. *Ergebnisse, die Unterschiede zwischen beiden Arten betreffen*

1. Die F. hatte einen höheren Fischanteil und die K. einen höheren Krustazeenanteil in der Nahrung. Diese Unterschiede blieben während der Untersuchungszeit unabhängig von Schwankungen in der Anzahl einzelner wichtiger Beutetierarten erhalten.

2. Die K. fing häufiger als die F. im eigentlichen Watt, die F. etwas mehr in der offenen See.

3. Die K. hatte höchstwahrscheinlich einen etwas kleineren Aktionsradius als die F.

4. Der K. war eine gewisse Vorliebe eigen, ihre Nahrung vom Wattboden und von der Wasseroberfläche oder nur wenig darunter aufzunehmen.

5. Die F. zeigte eine stärkere Bindung an die menschliche Fischerei.

6. Die K. fütterte ihre Jungen fast genau doppelt so häufig wie die F. Im Gegensatz zu dieser stieg bei der K. mit einem höheren Anteil an Wirbellosen auch die Fütterungshäufigkeit an.

7. Die Fütterungshäufigkeit je Jungvogel war bei der F. für Nester mit zwei oder drei Jungen am größten, bei der K. jedoch für Einzeltiere.

8. Die K. fütterte an die jüngeren Küken bedeutend mehr kleinere Beutetiere als die F.

9. Bei den jüngeren Küken der K. war der Anteil der Fische an der verfütterten Nahrung sehr viel höher als bei den älteren. Bei der F. bestanden solche Unterschiede nicht.

10. Jungvögel der F. brauchten etwas mehr Zeit bis zum Flüggewerden als Junge der K.

11. Die F. war im Nahrungserwerb etwas weniger anpassungsfähig als die K., was sich vor allem in einer geringeren Bereitschaft äußerte, sich bei einem Mangel an Fischen auf Krustazeen umzustellen.

12. Die Sterblichkeit der Jungen war bei der F. höher als bei der K. Als Hauptgrund wird die Tatsache angesehen, daß bei der F. trotz eines hohen Krustazeenanteils die Fütterungshäufigkeit nicht gesteigert wurde. Bei den kleinen Jungen trat damit ein Wärmedefizit auf. Bei älteren Jungen wurde die Anfälligkeit erhöht. Die K. wurde hiervon weniger betroffen, weil sie die kleinen Küken stärker mit kalorienreicher Nahrung (Fischen) versorgte bzw. beim Verfüttern von Wirbellosen die Fütterungshäufigkeit steigerte.

13. Der Bruterfolg der K. war etwas höher als der der F. Er reicht auf die Dauer bei der F. allein nicht aus, um den Fortbestand der Kolonie zu gewährleisten. Die K. vermag ihren Bestand eher zu halten. Die Bedingungen für die Jungenaufzucht dieser Art waren auf Wangeroog besser als auf der Machias Seal-Insel (Fundy-Bay/Kanada), der einzigen Stelle, an der die Ökologie der Art bisher genau untersucht wurde (Hawksley, 1957). Ihr Bruterfolg war dort höchstens genauso hoch wie auf Wangeroog.

14. Die K. beachtete bei der Nistplatzwahl eine Beziehung zwischen Vegetationshöhe und -dichte: Im allgemeinen wählte sie Gebiete hoher Pflanzendichte nur dann, wenn deren Höhe gering war. Stellen geringer Pflanzendichte konnten dagegen auch eine relativ hohe Vegetation aufweisen. Die F. zeigte keine derartige Bindung, sie besiedelte sogar mit einer gewissen Vorliebe Flächen mit dichtem und gleichzeitig hohem Bewuchs.

15. Bei der F. überwogen Eier mit grünbrauner, bei der K. solche mit graugrüner oder graublauer Grundfarbe. Die K. hatte graue und braune Varianten in der Färbung der Dunenjungen. Braune Junge traten etwa $2^1/_2$mal so häufig auf wie graue.

16. Die meisten Besonderheiten der K. gegenüber der F. werden als Anpassungen gedeutet, die die Art unter arktischen Lebensbedingungen erworben hat. Dies stimmt mit den Ansichten Kullenbergs (1947) und Johansens (1958) über die Entstehungs- und Ausbreitungsgeschichte der K. überein. Nach Kullenberg ist die Art an der südlichen Nordseeküste ent-

weder Eiszeitrelikt oder Einwanderin aus Räumen mit arktischen Lebensbedingungen.

17. Trotz einer besseren Angepaßtheit der K. an ihre Umwelt bestand auf Wangeroog keine ernsthafte Konkurrenz zwischen beiden Arten.

18. Die Umsiedlung binnenländischer F. an die deutsche Nordseeküste im 19. Jahrhundert hat wahrscheinlich keine Verdrängung der K. verursacht. Da manche der damals aufgegebenen Brutplätze der K. später wiederbesiedelt wurden, handelte es sich wohl um Fluktuationen, die unabhängig vom Zusammentreffen beider Arten auftraten.

19. Da die F. an ihren Küstenbrutplätzen eine noch sehr junge, die K. im Vergleich hiermit jedoch sehr alte Art ist, ist die K. offenbar an ein Meeresmilieu besser angepaßt, während die F. noch „Schwierigkeiten" hat, sich auf ihre neue Umwelt einzustellen.

II. *Ergebnisse, die für beide Arten gemeinsam gelten*

1. Als Nahrung wurden 14 Fischarten und 8 Wirbellose nachgewiesen. Wichtigste Fischfamilie waren die Clupeiden mit *Clupea harengus* und *Sprattus sprattus*. Die wichtigsten Wirbellosen stellten die Krustazeen, wobei *Carcinus maenas* an erster Stelle stand.

2. Die Fangplätze konzentrierten sich auffällig auf das eigentliche Wattenmeer westlich, südlich und östlich der Brutplätze. Dies lag an den günstigeren Ernährungsbedingungen im Wattenmeer gegenüber der offenen See. Die meisten Fangplätze lagen innerhalb eines Radius von 3 km um den Mittelpunkt des Seevogelschutzgebietes. Als Höchstgrenze für die Ausdehnung von Nahrungsflügen waren etwa 10 km anzusehen.

3. Die Anzahl nahrungssuchender Vögel auf See war um Niedrigwasser sehr viel höher als um Hochwasser. Mit der täglichen Verspätung im Auftreten der Gezeiten verschob sich auch der Zeitpunkt der Bildung von Ansammlungen fischender Seeschwalben. Das Maximum der Fütterungshäufigkeit fiel in den Zeitraum von zwei Stunden vor bis zwei Stunden nach Niedrigwasser, das Minimum in den entsprechenden Zeitraum um Hochwasser. Die Fütterungshäufigkeit wurde durch die Gezeiten stärker beeinflußt als durch die Tageszeit. Maxima und Minima in der Anzahl rastender Vögel lagen fast genau umgekehrt wie die entsprechenden Werte für die Fütterungshäufigkeit.

4. Nachts wurde nicht gefüttert. Die ersten und letzten Fütterungen eines Tages fielen jeweils in den Zeitraum der „Bürgerlichen Dämmerung".

5. Hohe Windstärken ließen die Fütterungsfrequenz sinken. Die Ursachen dürften weniger in einer Flugbehinderung als in einer mangelhaften Erreichbarkeit der Nahrung — als Folge des Einflusses stark be-

wegter See und tiefer Wassertemperaturen auf die Beutetiere — zu suchen sein. Die K. wurde durch ungünstige Witterungsumstände, insbesondere hohe Windstärken, nicht mehr betroffen als die F.

6. Die menschliche Fischerei hatte — zum Teil wegen der Konkurrenz mit der Silbermöwe — im Nahrungshaushalt der Vögel nur wenig Bedeutung.

7. Die Witterung, besonders die Lufttemperatur, hatte auf den Verlauf der Eiablage und die Gelegegröße offenbar weniger Einfluß als die Ernährungslage.

Literatur[1])

Austin, O. L. (1932): Further contributions to the knowledge of the Cape Cod Sterninae. — Bird Banding 3, p. 123—155

— (1933): The status of Cape Cod terns in 1933. — Bird Banding 4, p. 190—198

— (1934): The status of Cape Cod Terns in 1934. — Bird Banding 5, p. 155—177

— (1938): Some results from adult tern trapping in the Cape Cod colonies. — Bird Banding 9, p. 12 ff.

— (1940): Some aspects of individual distribution in the Cape Cod tern colonies. — Bird Banding 11, p. 155—169

— (1942): The life span of the Common Tern. — Bird Banding 13, p. 159—176

— (1944): The status of Tern Island and the Cape Cod terns in 1943. — Bird Banding 15, p. 133 ff.

— (1948): Predation by the Common Rat (*Rattus norvegicus*) in the Cape Cod colonies of nesting terns. Bird Banding 19, p. 60—65

Bahr, K. (1950): Ist die Granatkurre das Universalgerät der Krabbenfischerei? — Fischereiwelt 2, p. 99

Baxter, E. V. & Rintoul, L. J. (1953): The birds of Scotland, Vol. II. — Edinburgh und London

Belopolskii, L. O. (1957): Ecology of sea colony birds of the Barents Sea. — Moskau-Leningrad. — Übersetzung durch Israel Program für Scientific Translations. Jerusalem 1961

Bent, A. C. (1921): Life histories of North American gulls and terns. — Washington

Bergman, G. & Fabricius, E (1936): *Sterna macrura* and *Sterna hirundo:* Downy plumage of nestlings compared. — Orn. Fenn. 13, p. 34—36

Bergman, G. (1939): Untersuchungen über die Nistvogelfauna in einem Schärengebiet westlich von Helsingfors. — Acta Zool. Fenn. 23, p. 1—134

— (1953): Verhalten und Biologie der Raubseeschwalbe. — Acta Zool. Fenn. 77, p. 1—50

— (1955): Die Beziehungen zwischen Bodenfarbe der Reviere und Farbe der Küken bei *Hydroprogne tschegrava* und *Sterna macrura.* — Orn. Fenn. 32, p. 69—83

Bruns, H. (1949): Ist die Küstenseeschwalbe (*Sterna macrura* Naum.) ein seltener Brutvogel auf den Ostfriesischen Inseln? — Beitr. z. Naturk. Nieders. 7, Heft 3, p. 5—7

Bückmann, A. (1934): Über die Jungschollenbevölkerung der deutchsen Wattenküste der Nordsee. — Ber. Deutsch. Wiss. Komm. Meeresforsch. N. F. 7, p. 319—327

1) Es sind nur die im Text zitierten wichtigsten Arbeiten angegeben.

— (1950): Die Untersuchungen der Biologischen Anstalt über die Ökologie der Heringsbrut in der südlichen Nordsee. — Helgol. Wiss. Meeresunters. 3, p. 1 ff. und 171 ff.

Bückmann, A. & Hempel, G. (1953): Beobachtungen über Verteilung und Entwicklungszustand der Heringslarven an der west- und ostfriesischen Küste im Frühjahr 1952. — Kurze Mitt. aus der fischerei-biolog. Abtlg. des Max-Planck-Inst. f. Meeresbiol. in Wilhelmshaven 2, p. 24 ff.

— (1957): Untersuchungen an der Heringslarvenbevölkerung der Innenjade. — Helgol. Wiss. Meeresunters. 6, p. 52 ff.

Bullough, W. S. (1942): Observations on the colonies of the Arctic Tern on the Farne Islands. — Proc. Zool. Soc. Lond. 112A, p. 1—12

Burton, P. J. K. & Thurston, M. H. (1959): Observations on Arctic Terns in Spitsbergen. — Brit. Birds 52, p. 149—161

Collinge, W. E. (1924—27): The food of some British wild birds. — London

Coulson, J. C. & White, E. (1961): An analysis of the factors influencing the clutch size of the Kittiwake. Proc. Zool. Soc. Lond. 136, p. 207—217

Culeman, H. W. (1928): Ornithologische Beobachtungen um und auf Mellum vom 13. 5.—5. 9. 1926. — J. Orn. 76, p. 609—653

Cullen, J. M. (1956): A study of the behaviour of the Arctic Tern (*Sterna macrura*). — D. Phil. Thesis, Oxford University

Cuthbert, N. L. (1954): A nesting study of the Black Tern in Michigan. — Auk 71, p. 36—63

Dircksen, R. (1932): Die Biologie des Austernfischers, der Brandseeschwalbe und der Küstenseeschwalbe nach Beobachtungen und Untersuchungen auf Norderoog. — J. Orn. 80, p. 427—521

Dorward, D. F. (1962): Comparative biology of the White Booby and the Brown Booby *Sula* spp. at Ascension. — Ibis 103b, p. 174—220

— (1963): The Fairy Tern *Gygis alba* on Ascension Island. — Ibis 103 b, p. 365—378

Droste-Hülshoff, F. v. (1869): Die Vogelwelt der Nordseeinsel Borkum nebst einer vergleichenden Übersicht der in den südlichen Nordseeländern vorkommenden Vögel. — Münster

Drury, W. H. (1960): Breeding activities of Long-tailed Jaeger, Herring Gull and Arctic Tern on Bylot Island, Northwest Territories, Canada. — Bird Banding 31, p. 63—79

Ferens, B. (1962): Notes on the behaviour and activity of birds during the polar day in the Arctic. — Prace Zoologiczne, Zeszyt 6, p. 137—158

Fisher, J. & Lockley, R. M. (1954): Sea-birds. An introduction to the natural history of the sea-birds of the North Atlantic. — London

Gerlach, R. (1950): Die Fische. — Hamburg

Goethe, F. (1937): Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe (*Larus a. argentatus* Pontopp.) auf der Vogelinsel Memmertsand. — J. Orn. 85, p. 1—119

— (1939): Die Vogelinsel Mellum. — Berlin

— (1956): Die Silbermöwe. — Die Neue Brehmbücherei, Heft 182. Wittenberg Lutherstadt

— (1962): Niedersachsens Seevogelschutzgebiete. — „Niedersachsen" Zeitschrift für Heimat und Kultur, Heft 4, p. 148—162

Großkopf, G. (1957): Das Durchschnittsalter der auf Wangerooge nistenden Küstenseeschwalben (*Sterna macrura*). — J. Orn. 98, p. 65—70

— (1959): Zum Legebeginn innerhalb einer Population. — Vogelwelt 80, p. 161—170

— : Noch unveröffentlichte Monographie der Vogelwelt Wangeroogs, Manuskript

Guichard, G. (1955): Notes sur la biologie de la Sterne de Dougall (*Sterna D. Dougalli*). — Oiseau 25, p. 75—86

Haartman, L. v. (1945): Zur Biologie der Wasser- und Ufervögel im Schärenmeer Südwestfinnlands. — Acta Zool. Fenn. 44, p. 1-120

Hantzsch, B. (1905): Beitrag zur Kenntnis der Vogelwelt Islands. — Berlin

Hartung, W. (1951): Wangeroog wie es wurde, war und ist. — Oldenburg

Haverschmidt, F. R. (1933): Het vorkomen van den Noordschen Stern (*Sterna macrura* Naum.) als broedvogel en Nederland. — Ardea 22, p. 138—144

Hawksley, O. (1957): Ecology of a breeding population of Arctic Terns. — Bird Banding 28, p. 57—92

Heincke, F. & Henking, H. (1907): Über Schollen und Schollenfischerei in der südöstlichen Nordsee. — Aus: Die Beteiligung Deutschlands an der internationalen Meeresforschung, 4. und 5. Jahresbericht der Deutschen Wiss. Komm. — Berlin

Humphreys, G. R. (1923): The Malahide, Co. Dublin, tern colony. — Brit. Birds 17, p. 5—11

Johansen, H. (1958): Revision und Entstehung der arktischen Vogelfauna II. — Acta Arctica IX. — Kopenhagen

Karplus, M. (1952): Bird activity in the continuous daylight of arctic summer. — Ecology 33, p. 129—134

Klement, O. (1953): Die Vegetation der Nordseeinsel Wangerooge. — Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven 2, p. 279—379

Knapp, R. (1948): Einführung in die Pflanzensoziologie. Heft 2: Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. — Stuttgart

— (1958): Einführung in die Pflanzensoziologie. Heft 1: Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie und Eigenschaften der Pflanzengesellschaften. — Stuttgart

Knopfli, W. (1956): Die Vögel der Schweiz. — Bern und Genf

Koersfeld, E. van (1951): Difficulties in stomach analysis. — Proc. Xth Internat. Orn. Congress, p. 592—594. — Uppsala

Kullenberg, B. (1947): Über Verbreitung und Wanderungen von vier *Sterna*-Arten. — Ark. Zoologi 38A, No 17, p. 1—80

Lack, D. (1933): Nesting conditions as a factor controlling breeding time in birds. — Proc. Zool. Soc. Lond., p. 231—237

— (1945): The ecology of closely related species with special reference to Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and Shag (*P. aristotelis*). — J. Anim. Ecology 14, p. 12—16

Leege, O. (1917): Die Nahrung der Silbermöwen an der ostfriesischen Küste. — Orn. Monatsschr. 42, p. 110—116; 123—134

Linke, O. (1939): Die Biota des Jadebusenwatts. — Helgol. Wiss. Meeresunters. 1, Hft. 3, p. 201 ff.

Lövenskiöld, H. L. (1964): Avifauna Svalbardensis. — Norsk Polarinstitutt Skrifter Nr. 129. — Oslo

Ludorff, W. (1960): Fische und Fischerzeugnisse. — Berlin

Madge, S. C. (1965): Common Terns feeding on bread. — Brit. Birds 58, p. 299

Manuel, C. G. (1931): The relation of gulls and terns to the commercial fisheries of Saginaw Bay, Michigan, with particular reference to the Common Tern, *Sterna hirundo* L. — Doctoral dissertation, University of Michigan Library. — Ann Arbor/Michigan

Marples, A. & Marples, G. (1934): Sea terns or sea swallows. — London

Marshall, A. J. (1938): Bird and animal activity in the Arctic. — J. Anim. Ecology 7, p. 248—250

Marshall, N. (1942): Night desertion by nesting Common Terns. — Wils. Bull. 54, p. 25—31

Meyer-Waarden, P. F. (1936): Die Nordseekrabbe *Crangon vulgaris* im Jadebusen. — Zeitschr. Fischerei 34, p. 319 ff.

Meyer-Waarden, P. F. & Brandt, A. von (1957): Die Fischwirtschaft in der Bundesrepublik Deutschland. — Schr. Bundesforsch. Fischerei Hamburg 1, p. 1—341

Müllegger, S. (1950): Strandkrabbe, Schwimmkrabbe und Taschenkrebs. — Deutsche Aquarien- und Terrarienzeitschrift 3, p. 20

Naumann, J. A. (1840): Naturgeschichte der Vögel Deutschlands. Band 10. — Leipzig

Nicholson, E. M. (1930): Field notes on Greenland birds. Part II. — Ibis 6, p. 395—428

Niethammer, G. (1942): Handbuch der deutschen Vogelkunde. Bd. 3. — Leipzig

Noll, H. (1943): Die Flußseeschwalbe am Untersee. — Orn. Beob. 40, p. 101—109

Palmer, R. S. (1938): Tern mortality along the Maine Coast. — Bird Banding 9, p. 117 ff.

— (1941): A behaviour study of the Common Tern. — Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. 42, p. 1—119

Palmgren, P. (1935): Über den Tagesrhythmus der Vögel im arktischen Sommer. — Orn. Fenn. 12, Heft 4, p. 107—121

Peters, N. (1933): Über den Einfluß der Fischnahrung auf die Lebensgewohnheiten der Seeschwalben. — Orn. Mber. 41, p. 5—12

Pettingill, O. S. (1939): History of one hundred nests of Arctic Terns. — Auk 56, p. 420—428

Plagman, J. (1937): Hydrographische Einflüsse auf die Lebensweise der Garnelen. — Der Fischmarkt, Z. ges. Fischwirtschaft 5, Heft 2, p. 43 ff.

Rathborne, H. B. (1936): Arctic Terns feeding on biscuit. — Brit. Birds 29, p. 255

Rhumbler, L. (1938): Die Möwen als Dampferbegleiter. — Verhdl. Orn. Ges. Bayern 21, p. 354—433

Rittinghaus, H. (1962): Die Seeschwalben auf der Insel Minsener Oldeoog. Ein Beitrag zur ihrer Ethologie und Ökologie. — Oldenburg. Jahrbuch 61, p. 93 bis 104

— (1966): *Sterna hirundo* (Laridae) — Nahrungserwerb (Stoßtauchen). — Beiheft zum Forschungsfilm E 662 der Encyclopaedia Cinematographica. — Göttingen

Roberts, B. (1934): Notes on the birds of Central and South-East Iceland, with special reference to food-habits. — Ibis 76, p. 239—264

Robinson, H. W. (1920): Disappearance of nesting species in the Scilly Isles. — Brit. Birds 14, p. 65—66

— (1921a): Status of Arctic Tern in Lancashire. — Brit. Birds 14, p. 281

— (1921b): Status of Arctic Terns in Lancashire and the Farnes. — Brit. Birds 15, p. 92

Ruthke, P. (1929): Von der Silbermöwe. — Gefied. Welt 52, p. 612—621

Sahrhage, D. (1963): Über die Verbreitung der Fischarten in der Nordsee im Sommer 1959/60 und im Winter 1960/61. — Veröff. Inst. Meeresf. in Bremerhaven. 3. Meeresbiolog. Symposion, p. 90—94

Salomonsen, F. (1950): Grönlands Fugle. — Kopenhagen

— (1955): The food production in the sea and the annual cycle of Faroese marine birds. — Oikos 6, p. 92—100

Schäfer, W. (1955): Über das Verhalten von Jungheringsschwärmen im Aquarium. — Arch. Fischereiwiss. 6, p. 276 ff.

Schifferli, A. (1955): Beobachtungen an einer Weißbartseeschwalben-Kolonie in der Camargue. — Orn. Beob. 52, p. 25—38

Schmeil, O. & Fitschen, J. (1965): Flora von Deutschland. — Heidelberg

Schulz, H. (1947): Die Welt der Seevögel. — Hamburg

— (1950): Über das Vorkommen und die Brutmöglichkeiten der Lachmöwe (*Larus*

ridibundus L.) in der deutschen Nordsee. — Columba 2, H. 4, p. 79—81

Schütte, K. (1930): Wann geht die Sonne auf und unter? — Berlin und Bonn

Seligman, O. R. & Willcox, J. M. (1940): Some observations on the birds of Jan Mayen. — Ibis 82, p. 464—479

Smidt, L. B. (1951): Animal production in the Danish Waddensea. — Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersögelser 11 (6), p. 1 ff.

Steche, O. (1914): Fische in: „Brehm's Tierleben". Leipzig und Berlin

Stresemann, E. (1957): Exkursionsfauna von Deutschland. Wirbellose I. — Berlin

— (1961): Exkursionsfauna von Deutschland. Wirbeltiere. — Berlin

Szulc-Olechowa, B. (1965): Studies on the postembrional development of *Larus ridibundus* L. and *Sterna hirundo* L. — Acta Ornith. Tom VIII, Nr. 10, p. 415—443

Tiews, K. (1954): Einfluß der Gezeiten und der Wassertemperatur auf die Garnelenfischerei. — Ber. Deutsch. Wiss. Komm. Meeresf. 13, p. 270 ff.

Tinbergen, N. (1931): Zur Paarungsbiologie der Flußseeschwalbe. — Ardea 20, p. 1—18

— (1932): Vergelijkende waarnemingen aan enkele Meeuwen en Sterns. — Ardea 21, p. 1—13

Vinogradov, A. P. (1953): The elementary chemical composition of marine organisms. — Memoir Sears Foundation for Marine Research II, Yale University. — New Haven.

Weckmann-Wittenburg, P. F. (1931): Norderoog, ein deutsches Vogelparadies. — Berlin-Lichterfelde.

Wendehorst, R. (1930): Fluß- und Küstenseeschwalbe auf Trischen. Ein Beitrag zur Unterscheidung beider Arten in freier Natur. — Orn. Mber. 38, p. 285—294

Zedlitz, O. (1911): Ornithologische Notizen von der „Zeppelin-Studienfahrt", Spitzbergen, Sommer 1910. — J. Orn. 59, p. 300—327